ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 94

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *Л. Д. Колосова* и *Ф. Я. Петрова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 3: 18.03.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 24.03.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 15.2. Тираж 387 экз. Тип. зак. № 943. С 51

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 574. 583. (285.2) : 581

© Л. Г. Корнева

АЛЬГОФЛОРА ПЛАНКТОНА СЛАБОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ ОЗЕР ВЕРХНЕВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

L. G. KORNEVA. PLANKTONIC ALGAL FLORA OF WEAKLY MINERALIZED LAKES OF THE UPPER VOLGA BASIN

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
152742 Пос. Борок, Ярославская область, Некоузский район
Факс (48547) 24-042
E-mail korneva@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 07.08.2007
Окончательный вариант получен 01.07.2008

По данным 1989—1999 гг. изучена флора планктонных водорослей, ее таксономический состав и эколого-географические характеристики в 7 разнотипных слабоминерализованных озерах на территории Вологодской обл. (Верхневолжский бассейн). Проведен сравнительный анализ сходства флор озер, выявлены основные факторы, влияющие на таксономические и эколого-географические особенности флоры.

Ключевые слова: планктонные водоросли, флора, слабоминерализованные озера, бассейн Верхней Волги.

К важной задаче при изучении альгофлоры континентальных водоемов относится оценка ее взаимосвязи с различными параметрами среды. Одним из возможных путей ее решения может быть изучение флор в градиенте абиотических природных факторов. Удобным объектом для познания закономерностей формирования альгофлоры в градиенте среды являются замкнутые водоемы, не подверженные прямому антропогенному воздействию, локализованные в пределах одного ландшафта и различающиеся по своей типологии.

Цель настоящей работы — изучить таксономический состав и эколого-географические особенности флор планктонных водорослей слабоминерализованных озер, различающихся по степени кислотности, цветности и трофии их вод, оценить степень сходства альгофлор и влияние различных абиотических факторов на их формирование.

Материалы и методика

Исследования проводились в 1989—1999 гг. на 7 слабоминерализованных озерах: Хотавец, Кривое, Дубровское, Змеиное, Мотыкино, Темное, Дорожив, расположенных на территории Дарвинского государственного заповедника (Вологодская обл.) (рис. 1). Озера, небольшие по площади и глубине, с почти полным отсутствием литорали и растительности, различались по цветности, pH и уровню трофии вод (табл. 1). Подробная лимнологическая характеристика озер представлена в предыдущих работах (Корнева, 1996, 2006). Сбор материала осуществляли

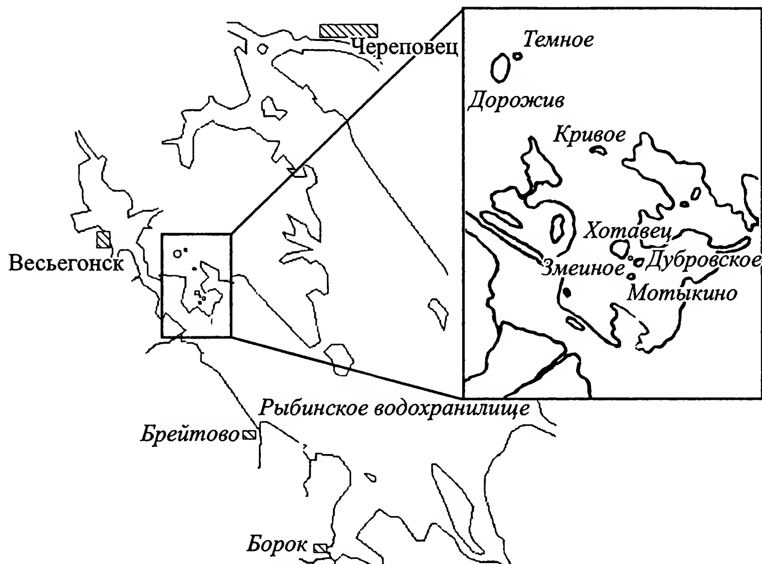


Рис. 1. Схема расположения озер.

батометром Руттнера ежемесячно с февраля по октябрь 1989 г., с января по сентябрь 1990 г., с марта по октябрь в 1990—1996 гг. и летом—осенью 1997—1999 гг. на реперных станциях, расположенных в центре каждого озера, и иногда у берега. Пробы воды концентрировали путем прямой фильтрации при слабом давлении поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 3—5 мкм и 1.2—1.5 мкм. Консервацию живого фитопланктона осуществляли раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика.., 1975). Таксономический состав диатомовых определяли главным образом под световым микроскопом МББ-1А в постоянных препаратах, приготовленных с применением анилино-

ТАБЛИЦА 1

Некоторые биолимнические характеристики озер (данные по прозрачности, цветности и pH — средние за 1989—1999 гг., хлорофилл по: Н. М. Минеева, 1994)

Характеристики	Озера						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
Тип озера по отношению к pH	Нейтральное	Олиго-ацидное	Мезоацидное				
Тип озера по уровню цветности	Полигумозное			Мезо-гумозное	Олигогумозное		
Тип озера по уровню трофии	Эвтрофное		Мезотрофное		Олиготрофное		
Площадь, км^2	1.60	0.05	0.20	0.005	0.02	0.20	2.00
Максимальная глубина, м	2	2	1.5	2	4	2	3
Цветность, град.	126 ± 10	372 ± 20	193 ± 10	108 ± 6	24 ± 2	39 ± 3	23 ± 4
Прозрачность, м	0.40 ± 0.07	0.34 ± 0.04	0.62 ± 0.04	1.17 ± 0.06	2.55 ± 0.13	1.38 ± 0.13	1.85 ± 0.20
pH	7.00 ± 0.10	6.40 ± 0.09	4.62 ± 0.07	4.58 ± 0.03	4.73 ± 0.05	4.42 ± 0.04	4.41 ± 0.03
$Ca^{2+} + Mg^{2+}$, мг/л	8.49 ± 0.68	11.09 ± 0.68	2.42 ± 0.14	1.46 ± 0.15	1.60 ± 0.15	1.69 ± 0.16	2.68 ± 0.23
Хлорофилл в 1989/1990 гг., мкг/л	40/23	77/19	5.4/6.0	8.1/5.6	1.1/1.9	1.7/3.0	1.1/2.9

формальдегидной смолы, с использованием масляной иммерсии. Таксономическую принадлежность чешуйчатых золотистых из порядков *Chromulinales* и *Synurales* (Корнева, 2006) и некоторых диатомовых водорослей (Корнева, Генкал, 1996) уточняли в ТЭМ и СЭМ. Подготовку диатомовых и золотистых водорослей для световой и электронной микроскопии осуществляли методом холодного сжигания (Методика.., 1975).

Результаты и их обсуждение

Первые сведения о планктонной флоре исследованных озер были получены в 1989—1990 гг. (Корнева, 1994). Всего было обнаружено 316 видов, разновидностей и форм водорослей. Согласно данным 1989—1997 гг., в альгофлоре озер насчитывалось 408 таксонов рангом ниже рода (Корнева, 2000). Последующие наблюдения, до 1999 г. включительно, значительно расширили список водорослей. В целом за период 1989—1999 гг. в составе альгофлоры озер выявлено 502 вида, разновидности и формы водорослей (432 вида), распределяющиеся по отделам следующим образом: *Cyanophyta* — 47, *Chrysophyta* — 31, *Bacillariophyta* — 93, *Xanthophyta* — 9, *Cryptophyta* — 16, *Dinophyta* — 18, *Raphidophyta* — 3, *Euglenophyta* — 58, *Chlorophyta* — 227 (табл. 2). Наибольшим видовым богатством водорослей отличались эвтрофные полигумозные озера — нейтральное Хотавец и слабозакисленное Кривое. Основу флоры озер составляли зеленые (45 %) и диатомовые (19 %) водоросли. Однако соотношение обнаруженных таксонов из различных отделов водорослей в озерах существенно различалось. В оз. Хотавец по числу таксонов рангом ниже рода преобладали зеленые и диатомовые, с большим участием синезеленых. Такая же пропорция зеленых—диатомовых наблюдалась во флоре оз. Змеиное. В оз. Мотыкино их число было одинаковым. В озерах Дубровское, Темное и Дорожив диатомовые превышали число зеленых водорослей. В оз. Кривом второе место после зеленых занимали эвгленовые, а в оз. Дорожив диатомовым почти не уступали золотистые. Наибольшее богатство синезеленых и эвгленовых обнаружено в эвтрофных озерах Хотавец и Кривое. В остальных озерах оно

ТАБЛИЦА 2

Таксономическое богатство планктонных водорослей озер

Отдел	Озера							
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив	Всего
	Годы наблюдений							
	1989—1999	1989—1999	1989—1999	1989—1999	1989—1999	1989—1996	1989—1996	1989—1999
Cyanophyta	32/35	15/18	8/9	5/7	9/13	0/2	1/4	42/47
Chrysophyta	10/12	12/18	5/6	3/4	5/7	5/8	10/12	24/31
Bacillariophyta	48/51	24/26	35/36	18/19	30/30	22/24	33/34	87/93
Xanthophyta	4/4	2/3	1/1	2/2	2/3	1/1	1/1	7/9
Cryptophyta	5/5	7/8	4/5	7/7	5/6	3/4	2/3	16/16
Dinophyta	5/8	4/6	0/1	6/10	3/5	2/5	2/3	14/18
Raphidophyta	1/1	1/1	0/0	1/2	1/1	0/0	0/0	2/3
Euglenophyta	19/23	28/42	6/7	4/4	2/3	3/3	0/0	40/58
Chlorophyta	125/135	65/75	21/26	42/52	32/38	11/14	13/17	200/227
Всего	249/274	158/197	80/91	88/107	89/106	47/61	62/74	432/502

Примечание. Над чертой — число видов, под чертой — число видов и внутривидовых таксонов.

резко снижалось. Наибольшее разнообразие эвгленовых, предпочитающих воды с высоким содержанием органического вещества (Сафонова, 1987), выявлено в самом высокоцветном оз. Кривом.

Общими для всех озер были всего 7 таксонов: *Chromulina* sp. (1), *Chrysococcus rufescens* Klebs, *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Pinnularia interrupta* W. Sm., *Cryptomonas marssonii* Skuja, *Monomastix astigmata* Skuja и *Chlorogonium gracile* Matv. Кроме того, 15 таксонов обнаружено в 6 озерах: *Gloeocapsa turgida* f. *quaternaria* (Zalessky) Hollerb., *Cyclotella stelligera* Cl. et Grun., *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *Asterionella formosa* Hass., *Eunotia exiqua* (Bréb. ex Kütz.) Rabenh., *Frustulia rhomboides* (Ehr.) D. T., *Cryptomonas ovata* Ehr., *Gymnodinium* sp., *Peridiniopsis* sp., *Chlamydomonas sphagnicola* (Fritsch) Fritsch et Takeda, *Botryococcus braunii* Kütz., *Oocystis rhomboidea* Fott, *Koliella longiseta* (Vischer) Hind., *Xanthidium trispinatum* (W. et G. S. West) Pal.-Mordv.; 14 отмечено в 5 озерах: *Ochromonas* sp., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Diatoma tenuis* Ag., *Eunotia bilunaris* (Ehr.) Mills, *E. gracialis* Meist., *E. serra* Ehr., *Pinnularia rupestris* Hantzsh, *Cryptomonas* sp., *Trachelomonas volvocinopsis* Swir., *Chlamydomonas* sp., *Chlorella* sp., *Scenedesmus armatus* Chod., *S. ecornis* (Ehr.) Chod., *Staurastrum gracile* Ralfs. Таким образом, всего 36 видов и таксонов внутривидового ранга, составляющие 7 % от их общего числа, имели частоту встречаемости 70—80 %. Специфический комплекс, состоящий из таксонов, встреченных только в одном водоеме, формировали 315 видов, разновидностей и форм, что составляет 63 % от общего состава водорослей. В основном это представители отделов зеленых (162), диатомовых (45) и эвгленовых (43). Отсутствие выраженной литорали в озерах и слабая изрезанность береговой линии способствовали тому, что число водорослей у берегов зачастую было в несколько раз меньше, чем в центральной части озер (табл. 3).

При кластеризации водоемов по составу водорослей выделились две группы озер (рис. 2): 1 — эвтрофные нейтральное оз. Хотавец и слабоацидное оз. Кривое, 2 — мезоацидные озера, группа, в которой наибольшего сходства достигали олигогумозные (светловодные) олиготрофные озера Мотыкино, Темное и Дорожив, формирующие отдельный кластер. К ним присоединялись мезотрофные озера Дубровское и Змеиное с разной степенью окрашенности воды. Из чего следует, что своеобразие флор озер определялось прежде всего pH и уровнем трофии их вод, величины которых зависели от водного питания исследованных озер (Лазарева и др., 1998). По мере их снижения степень флористического сходства планктона озер увеличивалась. Влияние цветности, величина которой зависит от содержания в воде аллохтонного органического вещества, на развитие фитопланктона неоднозначно и может быть как положительным, так и отрицательным (Klug, 2002). Например,

ТАБЛИЦА 3

Число таксонов рангом ниже рода на различных участках озер (1 — у берега, 2 — в центре)

Дата	Озера									
	Хотавец		Кривое		Дубровское		Змеиное		Мотыкино	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
Июль 1996 г.	74	60	42	57	12	16	—	11	6	20
Октябрь 1996 г.	—	55	16	36	12	13	21	13	6*	15

Примечание. Прочерк — отсутствие данных, * — под сплавиной.

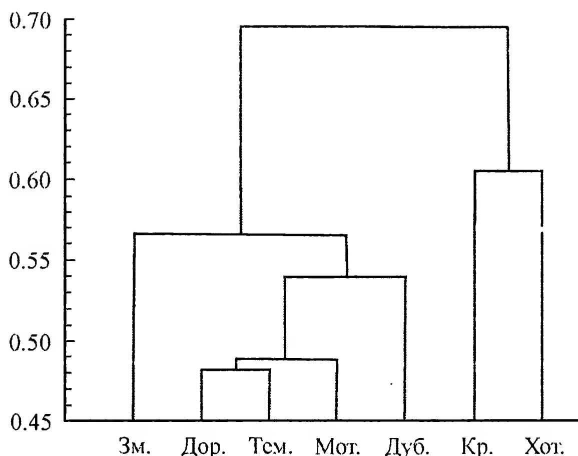


Рис. 2. Дендрограмма флористического различия планктона озер.

По оси ординат — 1-S, где S — коэффициент Сёренсена; по оси абсцисс — озера: Хот. — Хотавец, Кр. — Кривое, Дуб. — Дубровское, Зм. — Змеиное, Мот. — Мотыкино, Тем. — Темное, Дор. — Дорожив.

в нейтральных озерах Северо-Двинской системы отчетливо прослеживалось увеличение числа эвгленовых водорослей с ростом цветности воды, но общее богатство водорослей не было связано с этим показателем (Корнева, 1990). В высокоцветных водах селективное преимущество обычно приобретают подвижные формы фитопланктона, что обусловлено спецификой их экологии, прежде всего толерантностью к низкому уровню освещенности, и особенностями их питания: способностью поглощать растворенные и тонкодисперсные органические вещества и потреблять бактерии, которые, трансформируя аллохтонное органическое вещество, могут быть источником фосфора для фитофлагеллат (Jensson et al., 2001). С увеличением цветности воды в исследованных озерах число золотистых, динофитовых, криптофитовых, рафидофитовых, эвгленовых и зеленых достоверно возрастало (рис. 3).

Чтобы оценить влияние цветности на таксономическое разнообразие планктонных водорослей, к анализу собственных результатов привлечены данные по озерам Нижегородской, Владимирской областей, Карельского перешейка и Большезе-

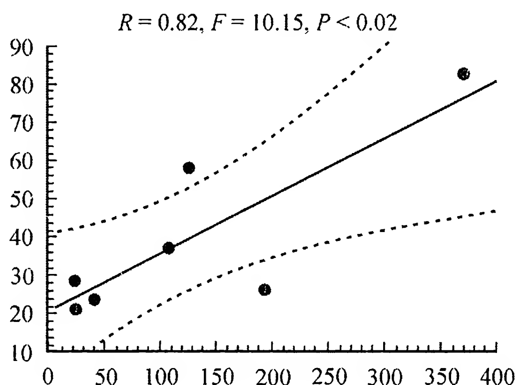


Рис. 3. Связь числа фитофлагеллат с цветностью воды в озерах.

По оси абсцисс — цветность, град.; по оси ординат — число фитофлагеллат.

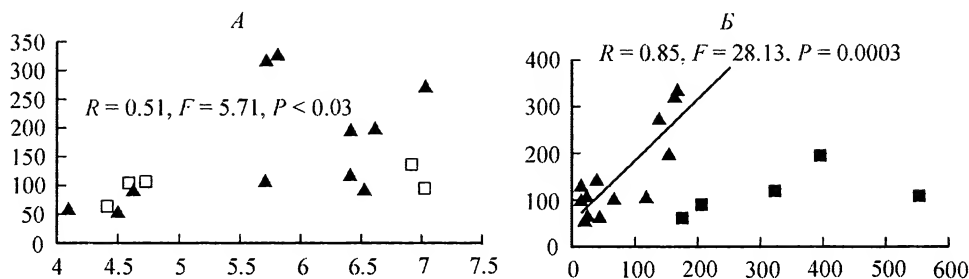


Рис. 4. Связь флористического богатства фитопланктона с pH (*А*) и цветностью (*Б*) воды.
А: по оси абсцисс — pH; *Б*: по оси абсцисс — цветность, град., по оси ординат — число обнаруженных таксонов.

мельской тундры, которые различались по степени гумификации и кислотности (Трифонова, 1990; Никулина, 1999; Воденеева, 2006; Гусев, 2007). Оказалось, что при pH < 5.7 независимо от степени окрашенности вод в озерах число таксонов водорослей варьировало от 50 до 100, а при pH > 5.7 вариабельность богатства флор лимнопланктона значительно возрастала. В темноводных озерах число таксонов могло быть втрое выше (~ 300), чем в светловодных (~ 100) (рис. 4, *А*). В слабозакисленных (pH ~ 6) озерах Поридово и Светленькое (Владимирская обл.), в которых цветность воды изменялась от ~ 300 до ~ 10 град. соответственно, число обнаруженных водорослей было практически одинаковым: 118 и 123 (Гусев, 2007). Из рис. 4, *Б*, иллюстрирующего изменение числа обнаруженных водорослей в градиенте цветности воды, видно, что при цветности от 10 до 150 град. богатство фитопланктона увеличивалось по мере ее нарастания, при цветности выше 150 град. оно снижалось, в чем, очевидно, и проявлялся ее ингибирующий эффект. В темноводных озерах он может выражаться в снижении биодоступности для водорослей минеральных питательных веществ (фосфора и железа), адсорбирующихся гуминовыми коллоидами и образующих с ними труднодоступные комплексы (Jones, 1998).

Анализ статистической связи между флористическим разнообразием планктона озер и различными биолимническими характеристиками подтвердил, что формирование альгофлоры исследованных озер определялось величиной pH и уровнем трофии вод: концентрацией хлорофилла и общего азота, с которыми богатство фитопланктона достоверно положительно коррелирует (табл. 4). Положительной зависимости числа таксонов от морфометрического коэффициента (Корнева, 1994) и площади водоемов не установлено, что отмечалось, например, для водохранилищ Волги (Корнева, 2005) и 42 озер разной морфометрии и трофического статуса (Загоренко, 1987). Это может быть связано со слабым варьированием морфометрических показателей исследованных озер. А размеры водоемов, по-видимому, могут оказывать влияние на таксономическое богатство водорослей лишь в том случае, если физико-химические параметры их вод сильно не различаются. В противном случае последние будут определяющими в формировании разнообразия планктонных флор.

Насыщенность альгофлор отделами и порядками в исследованных озерах очень сходная (табл. 5). Различия по таксономическому разнообразию заметны на уровне рода. Наибольшее родовое богатство водорослей наблюдалось в высокотрофных полигумозных озерах Хотавец и Кривое. В более низких таксономических рангах эта разница еще больше увеличивалась. В закисленных озерах происходило значительное снижение количества родов, видов и внутривидовых таксонов. Соот-

ТАБЛИЦА 4

Статистические параметры линейной регрессии между общим числом таксонов рангом ниже рода и различными биолимническими характеристиками озер

Характеристики	R	F	P
Площадь, км^2	0.27	0.39	0.55
Морфометрический коэффициент	0.22	0.26	0.63
Прозрачность, м	−0.61	2.95	0.15
pH	0.98*	148.65	0.00007
Общий азот, мг/л	0.95*	45.72	0.001
Общий фосфор, мкг/л	0.64	3.42	0.12
Цветность, град.	0.49	1.59	0.26
Хлорофилл, мкг/л	0.77*	7.23	0.04
РОВ, мг/л	0.60	2.84	0.15

Примечание. *R* — коэффициент корреляции, *F* — критерий Фишера, *P* — уровень значимости, * — значимые величины.

ношения различных систематических рангов флор между озерами хаотически варьировали (табл. 6). Можно лишь отметить постепенное снижение родового коэффициента (соотношение числа видов к числу родов) по градиенту трофии и pH озер.

Из порядков таксономически наиболее богато представлены *Chlorococcales* (зеленые) — 137 (27 % от общего числа), *Euglenales* (эвгленовые) — 58 (12 %), *Raphales* (диатомовые) — 58 (12 %) и *Desmidiales* (зеленые) — 53 (11 %). Число видов и внутривидовых таксонов с увеличением кислотности снижалось в порядках: *Chlorococcales* (синезеленые) — от 20 до 1, *Chromulinales* (золотистые) — от 16 до 3, *Araphales* (диатомовые) — от 14 до 1, *Euglenales* — от 42 до 0 и *Chrococcales* — от 102 до 4. Из родов таксономически наиболее разнообразны *Scenedesmus* (37—7 %) и *Trachelomonas* (27—5 %), число таксонов в которых наиболее резко снижалось по мере падения pH и трофии: от 15—30 до 1—7 и от 15—17 до 0—5 соответственно (табл. 7). Постепенное уменьшение видового богатства при увеличении кислотности наблюдалось также в родах *Microcystis*, *Anabaena*, *Dinobryon, Flagila-*

ТАБЛИЦА 5

Ранговая структура альгофлор озер

Озера	Таксономические ранги						
	отдел	порядок	род	вид	внутривидовые таксоны	идентифицированные до рода	всего
Хотавец	9	22	106	249	18	7	274
Кривое	9	23	76	158	28	11	197
Дубровское	8	19	54	80	3	8	91
Змеиное	9	22	59	88	6	13	107
Мотыкино	9	22	68	89	3	14	106
Темное	8	19	40	47	3	11	61
Дорожив	7	19	46	62	2	10	74
Всего	9	27	153	432	46	24	502
Коэффициент вариации, %	9	8	35	64	112		

ТАБЛИЦА 6

Соотношения таксономических рангов альгофлор озер

Соотношение рангов	Озера						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
П/О	2.4	2.6	2.4	2.4	2.4	2.4	2.7
Р/П	4.8	3.3	2.8	2.7	3.1	2.1	2.4
В/Р	2.3	2.1	1.5	1.5	1.3	1.2	1.3
Вн./В	0.07	0.18	0.04	0.07	0.03	0.06	0.03
В/Вн.	13.8	5.6	26.7	14.7	29.7	15.7	31.0

Примечание. В — виды, Вн. — внутривидовые таксоны, О — отделы, П — порядки, Р — роды.

ria, *Ankistrodesmus*, *Kirchneriella*, *Monoraphidium*, *Pediastrum* и *Phacus*, а также среди центрических диатомовых (*Cyclotella, Stephanodiscus*). Его увеличение отмечалось лишь в роде *Eunotia*, большинство представителей которого предпочитают низкие величины pH и относятся к категории ацидофильных видов (Van Dam et al., 1994). Представитель рода *Frustulia* также присутствовал только в закисленных озерах. Среди эвгленовых виды *Lepocinclis* встречены лишь в высокотрофном, полигумозном и слабозакисленном оз. Кривом. Эвгленовые из родов *Trachelomonas* и *Lepocinclis* наиболее богато представлены в эвтрофных гумозных озерах (Хотавец и Кривое), поскольку их экологический оптимум обнаружен в водах с высоким содержанием органического вещества (Ветрова, 1986). Большинство видов *Dinobryon* (*Chrysophyta*) встречались в высокоцветном эвтрофном оз. Кривом. Для альгофлоры изученных озер характерно низкое число внутривидовых таксо-

ТАБЛИЦА 7

Число видов в некоторых родах альгофлор озер

Отдел, род	Озера						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
Cyanophyta							
Microcystis (Kütz.) Elenk.	7	5	1	0	2	0	0
Anabaena Bory	6	1	1	1	1	1	1
Chrysophyta							
Dinobryon Ehr.	3	7	1	1	1	0	0
Bacillariophyta							
Cyclotella Kütz.	4	1	1	0	1	1	1
Stephanodiscus Ehr.	4	2	1	1	1	0	3
Flagilaria Lyngb.	7	2	2	1	3	0	1
Frustulia Ag.	0	1	1	1	1	1	1
Eunotia Ehr.	1	4	7	7	5	4	5
Euglenophyta							
Lepocinclis Perty	0	13	0	0	0	0	0
Phacus Duj.	6	10	2	0	0	1	0
Trachelomonas Ehr.	17	15	5	4	3	2	0
Chlorophyta							
Ankistrodesmus Corda	6	2	0	0	1	0	0
Kirchneriella Schmidle	7	6	0	0	0	0	0
Monoraphidium Kom.-Legn.	8	8	0	2	0	0	0
Pediastrum Meyen	7	1	0	0	2	1	0
Scenedesmus Meyen	30	15	1	1	7	0	2

нов. Монотипные виды (73) составляли около 17 % от общего состава флоры. Их число увеличивалось с нарастанием ацидности не зависимо от величины цветности воды.

В географическом отношении флоры водорослей во всех озерах представлены космополитами, достигавшими 79 % (оз. Хотавец) от общего состава водорослей (табл. 8). Более 50 % встреченных таксонов — типичные планктеры. В ацидных озерах увеличивалось относительное число бентосных и факультативно-планктонных форм, которые в равной мере адаптированы к обитанию как в планктоне, так

ТАБЛИЦА 8

Соотношение (%) различных эколого-географических групп водорослей в озерах

Эколого-географические характеристики	Озера						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
			Распространение				
к	79	73	68	57	64	59	57
=	12	20	14	24	15	18	20
б	3	1	3	3	3	3	4
с-а	2	1	4	3	3	2	5
а	0	0	0	0	1	0	0
ст	1	0	0	0	1	0	0
—	3	5	10	13	13	18	14
			Местообитание				
П	51	46	33	44	40	31	45
Л	10	21	21	17	8	15	11
П-О	19	18	5	10	13	5	4
Б	3	1	8	3	5	18	9
П-О-Б	4	1	5	6	9	7	9
П-Б	4	4	5	2	4	2	1
О	3	3	5	1	2	0	1
П-Л	2	1	2	1	1	2	3
О-Б	1	1	2	1	2	2	0
О-Э	0	1	1	2	0	2	1
Э	0.4	1	1	0	1	0	0
П-Л-Б	0	0	0	0	1	0	0
П-Б-Э	0.4		1	1	1	0	1
—	3	5	9	13	13	18	14
			Галобность				
И	68	62	49	43	47	41	43
Ог	8	10	8	4	7	3	0
Гб	7	11	22	25	18	25	28
Гл	5	1	4	4	6	2	4
Мг	0.4	0	1	0	1	0	1
—	12	16	15	24	22	30	23
			Отношение к pH				
Ин	49	46	32	36	33	30	24
Ал	14	10	19	6	14	5	14
1	2	3	4	5	6	7	8
Ац	6	11	21	25	19	28	28
—	31	34	29	34	34	38	34

ТАБЛИЦА 8 (*продолжение*)

Эколого-географические характеристики	Озера						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
			Сапробность				
β	26	26	13	10	20	7	12
o-β	18	12	23	19	24	26	20
o	8	10	19	14	16	18	22
β-α	6	6	5	3	2	5	3
α	3	2	3	0	2	2	4
α-ρ	1	1	1	1	1	0	3
ρ	0.4	1	0	0	0	0	0
o-m	0	1	0	0	0	0	0
—	39	43	35	53	36	43	36

Примечание. Распространение: к — космополитный вид, а — альпийский, с-а — северо-альпийский, б — бореальный, ст — субтропический, = — вид малоизученный в биогеографическом отношении. Местообитание: П — планктонный, О — обитатель обрастаний, Б — бентосный, Л — литоральный, Э — эпибионтный. Галобность: Мг — мезогалоб, Ог — олигогалоб, Гб — галофоб, И — индифферент, Гл — галофил. Отношение к pH: Ал — алкалифил + алкалибионт, Ин — индифферент, Ац — ацидофил + ацидобионт. Сапробность: о — олигосапробный, m — мезосапробный, β — β — мезосапроб, α — α — мезосапроб, ρ — полисапроб. Прочерк — таксоны с неясной эколого-географической характеристикой.

и в бентосе и обрастаниях. Большинство водорослей — индифференты по отношению к солености воды. При этом их относительное количество постепенно снижалось по мере нарастания ацидности вод (от 68 до 41 %), а число галофобов увеличивалось (от 7 до 28 %). По отношению к pH воды самая значительная часть таксонов характеризовалась как индифференты, пропорция которых падала в направлении нейтральное → ацидные озера (от 49 до 18 %), а количество ацидофилов, напротив, возрастало (от 6 до 28 %). Доля видов-индикаторов сапробности в целом составляла 54 % от всего состава водорослей, а в отдельных озерах — от 47 до 65 %. Основную ее часть формировали β-мезосапробы, олиго-β-мезосапробы и олигосапробы. При этом относительное число β-мезосапробов снижалось с увеличением ацидности, а количество олиго-β-мезосапробов и олигосапробов увеличивалось.

Таким образом, слабоминерализованные замкнутые лесные озера верхневолжского бассейна значительно различались по составу локальных альгофлор. Основными факторами, формирующими их таксономический и экологический спектры, были pH и уровень трофии вод, обусловленные характером водосбора. По мере снижения pH снижалось общее флористическое разнообразие водорослей начиная с родового ранга, увеличивалось сходство конкретных флор (снижалось бета-разнообразие) озер, число монотипных видов, бентосных и факультативно-планктонных форм, а также видов, адаптированных к кислой воде, невысокому содержанию легкоусвояемого органического вещества и солей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ветрова З. И. Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР: Эвгленовые водоросли. Киев, 1986. Вып.1. Ч. 1. 348 с.

Воденеева Е. Л. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов на примере водных объектов заповедника «Керженский»: Дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2006. 165 с.

Гусев Е. С. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения центральной России (Владимирская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2007. 24 с.

Загоренко Г. Ф. Зависимость разнообразия планктонной флоры водоема от его морфометрии // Актуальные проблемы современной альгологии. Черкассы, 1987. С. 106—107.

Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность литоральных и пелагических фитоценозов бассейна Волги. Л., 1990. С. 159—175.

Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистемы ацидных озер. Л., 1994. С. 65—98.

Корнева Л. Г. Влияние различной степени ацидности вод на планктонные диатомовые водоросли в слабоминерализованных лесных озерах Северо-Запада России // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 33—42.

Корнева Л. Г. Разнообразие и структура фитопланктона некоторых слабоминерализованных лесных озер Вологодской области // Озера холодных регионов. Ч. II. Якутск, 2000. С. 94—106.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск, 2005. С. 119—141.

Корнева Л. Г. Таксономический состав и экология золотистых водорослей (*Chrysophyta*) в слабоминерализованных мелководных лесных озерах (Вологодская область) // Биология внутренних вод. 2006. № 2. С. 3—12.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Новые и интересные диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) из разнотипных озер Дарвинского заповедника (Вологодская обл.) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 15—20.

Лазарева В. И., Комов В. Т., Степанова И. К. Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления болотных озер // Биология внутренних вод. 1998. № 3. С. 52—59.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М., 1975. 239 с.

Минеева Н. М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистемы ацидных озер. Л., 1994. С. 43—64.

Никулина В. Н. Структурно-функциональные характеристики фитопланктона разнотипных озер // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. СПб., 1999. С. 135—152.

Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск, 1987. 192 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Jensson M., Bergström A.-K., Drakare S., Blomqvist P. Nutrient limitation of bacterioplankton and phytoplankton in humic lakes in northern Sweden // Freshwater Biology. 2001. Vol. 46. P. 653—666.

Jones R. I. Phytoplankton, primary production and nutrient cycling // Aquatic humic substances: ecology and biogeochemistry. Berlin, 1998. P. 145—176.

Klug J. L. Positive and negative effects of allochthonous dissolved organic matter and inorganic nutrients on phytoplankton growth // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. Vol. 59. P. 85—95.

Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands J. Ecol. 1994. Vol. 28 (1). P. 117—133.

SUMMARY

During 1989—1999 the taxonomic composition and ecological / geographical structure of planktonic algal flora in seven small shallow, weakly mineralized lakes of different types was studied. The lakes are situated in Vologda Region (the Upper Volga River basin). The comparative analysis of the lake flora similarities revealed their considerable peculiarities. It was shown, that major factors forming taxonomic and ecological / geographical structure of the algal flora, were water pH and trophic level.

УДК 581.526.42

© В. Ю. Нешатаева,[1] М. П. Вяткина,[2] В. Ю. Нешатаев[3]

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ ЛЕСА И РЕДКОЛЕСЬЯ ИЗ *LARIX CAJANDERI* (*PINACEAE*) ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКИ

V. Yu. NESHATAYEVA, M. P. VYATKINA, V. Yu. NESHATAYEV. *LARIX CAJANDERI* (*PINACEAE*) FORESTS AND OPEN-FORESTS IN THE CENTRAL KAMCHATKA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vneshataeva@yandex.ru
[2] Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН
683000 Петропавловск-Камчатский, ул. Партизанская, 6
E-mail: plantecology-lab@mail.iks.ru
[3] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
194021 С.-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: vn1872@yandex.ru
Поступила 22.12.2006
Окончательный вариант получен 26.08.2008

Приведены результаты детально-маршрутного обследования лиственничников и лиственничных редколесий из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.), распространенных в Центральной Камчатке. Разработана эколого-фитоценотическая классификация лиственничников и лиственничных редколесий. Выделено 12 ассоциаций, отнесенных к 8 группам ассоциаций и 2 формациям. Охарактеризованы флористические и ценотические особенности ассоциаций, их экологический и динамический статус. Проанализирована возрастная структура древостоев. Показано, что лиственничники долины р. Камчатки являются длительнопроизводными сообществами и представляют собой многовековой диаспорический субклимакс, поддерживаемый вулканогенными и антропогенными факторами. Горные лиственничные редколесья, встречающиеся на верхней границе леса в Срединном и Восточном хребтах, являются коренными климаксовыми сообществами.

Ключевые слова: лиственничные леса и редколесья, классификация, ассоциации, динамика растительности, Камчатка.

История изучения хвойных лесов Камчатки насчитывает около 100 лет. Первые исследования лиственничников полуострова были проведены Л. М. Геншелем (1908) и В. К. Малининым (1912). В 1928—1932 гг. экспедиции Акционерного Камчатского общества выявили основные типы хвойных лесов Камчатки (Овсянников, 1928, 1929; Карев, 1931, 1933; Корниенко, 1932, и др.). В 1935—1936 гг. экспедициями СОПС АН СССР изучены лиственничники Центральной долины р. Камчатки (Липшиц, Ливеровский, 1937; Биркенгоф, 1938, 1940). Важным этапом явились исследования Камчатской экспедиции СО АН СССР 1959—1961 гг. (Стефин, 1960, 1962; Зонн и др., 1963; Кабанов, 1963, 1964, 1969; Турков,1963, 1964; Шамшин, 1966, и др.). Н. Е. Кабанов (1963) свел типологическое разнообразие лиственничников к 7 группам типов леса. Д. Ф. Ефремов (1969, 1973а—в) выделил 10 групп типов лиственничников и дал характеристику их динамики. Значительный вклад в изучение хвойных лесов Центральной Камчатки внесли работы Ю. И. Манько (Манько,1974а,б; Манько, Ворошилов, 1978; Манько, Сидельников,

1989, и др.). Нами были изучены лиственничники Восточной Камчатки (Нешатаев, 1987; Нешатаев, Нешатаева, 1994). В последние десятилетия (с 1960-х годов) хвойные леса Центральной Камчатки подвергаются сильному антропогенному влиянию (рубки, пожары). Они также испытывают воздействие вулканогенных факторов. Современное состояние лиственничных лесов Камчатки, степень их антропогенной и вулканогенной трансформации детально не изучены. После закрытия в 2002 г. Камчатской лесной опытной станции ДальНИИЛХ постоянные наблюдения в лесах Камчатки не ведутся, поэтому новые данные о современном состоянии и динамике лиственничных лесов представляют значительный научный и практический интерес. Целью настоящих исследований являлось изучение фитоценотического разнообразия, экологической приуроченности и динамики основных типов лиственничников Центральной Камчатки.

Природные условия района исследований

Исследования проводили на территории Центрально-Камчатской депрессии (ЦКД) и Срединного хребта (рис. 1). Центрально-Камчатская депрессия представляет собой грабен-синклиналь, лежащий между складчатыми структурами Срединного и Восточного хребтов, заполненный мощной толщей четвертичных отложений (Брайцева и др., 1968; Камчатка.., 1974). Характерными формами рельефа являются аккумулятивные равнины и вулканические плато с возвышающимися над ними конусами вулканов. Они имеют верхнеплейстоценовый или голоценовый возраст (Мелекесцев и др., 1970). Восточной границей ЦКД является западный макросклон Ключевской группы вулканов. По правому берегу р. Камчатки развиты флювиогляциальные аккумулятивные равнины, образованные «сухими речками» — вре́менными водно-грязевыми потоками, стекающими со склонов вулканов. Западная часть района исследований представляет собой полого-наклонную рав-

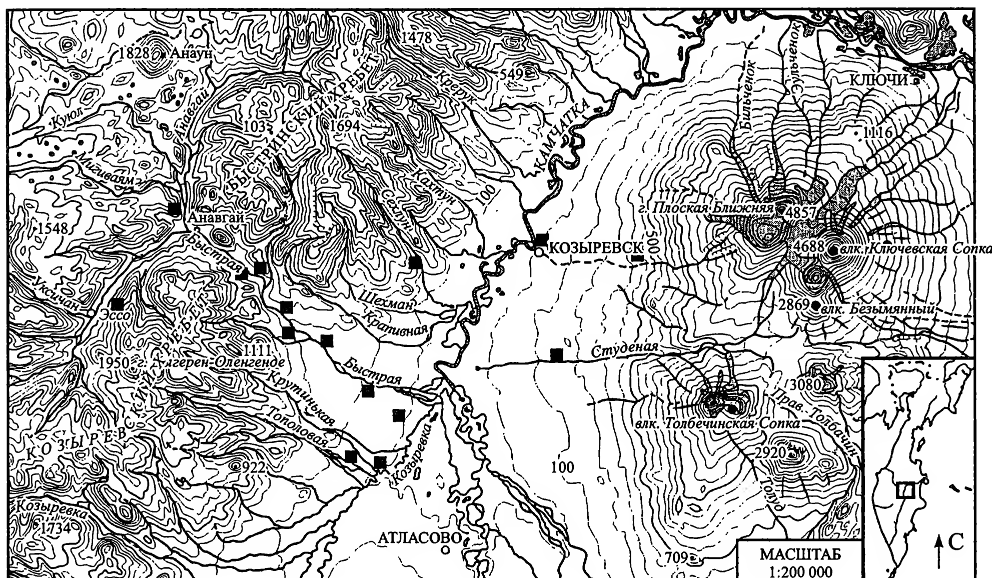


Рис. 1. Картосхема района исследований.
Квадратами показаны пункты, в которых были заложены серии пробных площадей.

нину, переходящую в предгорья Срединного хребта. Срединный хребет образован альпийскими и среднегорными хребтами, столовыми горами, вулканическими конусами и лавовыми плато с высотами 800—1000 м[1] (Любимова, 1961; Камчатка.., 1974). Срединный хребет отделен от Козыревского и Быстринского хребтов крупным разломом, по которому протекают реки Анавгай и Быстрая. Средняя высота Козыревского и Быстринского хребтов — 1700—2000 м, в их рельефе выражены аккумулятивные и скульптурные формы двух фаз верхнеплейстоценового оледенения (Брайцева и др., 1968). По мере приближения к р. Камчатке холмистые предгорья переходят в полого-наклонную равнину, образованную аллювиальными, озерными и флювиогляциальными отложениями.

Климатические особенности ЦКД сближают ее с континентальными районами восточной Сибири. Климат Средне-Камчатского климатического района умеренно-континентальный, влажный с холодной зимой и теплым, продолжительным летом. Годовая сумма осадков 300—400 мм. Летом выпадает 170—200 мм, зимой — 150—250 мм. Средняя температура воздуха в январе –24 °С, часты морозы до –40 °С. Абсолютный минимум составляет –56°С. Средняя температура воздуха в июле оставляет +15—16 °С, иногда воздух прогревается до +30—35 °С. Абсолютный максимум +37 °С. Продолжительность безморозного периода 67 дней. Сумма активных температур выше +10° составляет 1200—1300°. Средняя высота снежного покрова до 1 м. Средняя глубина промерзания почвы 90—100 см. Начало промерзания почв наблюдается в первой декаде октября, максимум — в апреле. Оттаивание почв происходит медленно, сезонная мерзлота сохраняется до середины июля. Климат восточной части Срединного хребта близок к климату ЦКД. Осадков выпадает 300—400 мм в год, максимум — в июле—августе. Средняя температура января –18°—20 °С, июля — 12—14 °С. Высота снежного покрова в долинах 1—1.5 м. Западные склоны вулканов Ключевской группы отличаются большей континентальностью климата, чем восточные. Годовая сумма осадков составляет 300—400 мм, высота снежного покрова на вулканических плато от 0.7 до 1.5 м. Средняя температура января –18—22 °С, что на 5—10° ниже, чем на восточных склонах (Кондратюк, 1974; Научно-прикладной.., 2001). Суровая продолжительная зима с низкими температурами воздуха и почвы, сильное прогревание и иссушение почвы в летние месяцы, короткий безморозный период и наличие сезонной мерзлоты являются причинами медленного разложения растительного опада. В окрестностях действующих вулканов формируются молодые слоисто-пепловые типичные почвы с малой мощностью органогенных горизонтов, переслоенных свежими пирокластическими отложениями. Почвенный профиль представляет собой ряд наложенных друг на друга элементарных профилей. По мере удаления от вулканов погребение органогенных горизонтов происходит реже, их мощность увеличивается, количество элементарных профилей уменьшается; здесь формируются слоисто-пепловые иллювиально-Al-Fe-гумусовые почвы. В удаленных от вулканов районах формирование почв идет при эпизодическом погребении органогенных горизонтов; здесь развиваются слоисто-охристые почвы, характеризующиеся значительной мощностью органогенных горизонтов, высокой гумусированностью пепловых прослоек и малым количеством погребенных горизонтов (Соколов, 1973; Малинин, 1981). При удалении от действующих вулканов влияние аэральных пеплопадов уменьшается, но не исчезает, чем объясняется морфологическое сходство почвенных профилей всех типов почв долины р. Камчатки (Карпачевский, Взнуздаев, 1962). Спецификой слоисто-пепловых почв является большое количество по-

[1] Здесь и далее приведены высоты над уровнем моря.

гребенных гумусовых горизонтов со следами катастрофических погребений — углями. Выпадающие аэральные пеплы погребают лесную подстилку и замедляют ее разложение, что ведет к образованию сухоторфянистого горизонта. По гранулометрическому составу почвы лиственничников относятся к пылеватым супесям. В связи с постоянным омоложением верхних горизонтов почв в результате выпадения пеплов основные различия между почвами заключаются в свойствах верхних органогенных горизонтов: подстилки, оторфованного и гумусового горизонтов, а также характером накопления и разложения опада.

По геоботаническому районированию Камчатки район исследований относится к Центральному каменноберезово-хвойнолесному округу Центральнокамчатской хвойно-лиственнолесной провинции (Нешатаева, Нешатаев, 2000; Нешатаева, 2006). Для нее характерно преобладание на обширных территориях лесов из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) и участков лесов из ели аянской (*Picea ajanensis*). Средняя часть террасированной долины р. Камчатки до высот 300 м занята лиственничными лесами с участием ели. В предгорьях распространены лиственнично-еловые леса. Зеленомошные ельники встречаются на высотах около 150—250 м. К высотам 250—300 м приурочены кустарниково-разнотравные ельники. По речным долинам, вырубкам и гарям распространены производные белоберезняки из *Betula platyphylla* и осинники из *Populus tremula*. Пойменные леса образованы ольхой пушистой (*Alnus hirsuta*), тополем душистым (*Populus suaveolens*), чозенией (*Chosenia arbutifolia*) и древовидными ивами (*Salix udensis, S. schwerinii*). В понижениях рельефа встречаются эвтрофные болота и лиственничные мари с мощностью торфяной залежи до 1.2 м. В ходе зарастания песчано-галечных отложений «сухих речек» формируются различные стадии восстановительных сукцессий от несомкнутых пионерных группировок до кустарничковых лиственничников с подлеском из кедрового стланика (Кабанов, 1964; Нешатаева, 1987; Нешатаева, Гимельбрант, 2005). На восточном макросклоне Срединного хребта до высот 250—300 м распространены багульниковые лиственничники. На высотах от 500—600 до 700—800 м встречаются лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика. На высотах 400—800 м — каменноберезовые леса (из *Betula ermanii*), представленные высокотравными и кустарниково-разнотравными сообществами, в верхней части лесного пояса встречаются каменноберезняки с подлеском из кедрового стланика (*Pinus pumila*). На высотах 800—950 м кедровый и ольховый (*Alnus kamtschatica*) стланики образуют субальпийский пояс, где сообщества вейниковых и папоротниковых ольховников чередуются с разнотравными субальпийскими лугами. Кедровые стланики представлены кустарничковыми, зеленомошно-рододендроновыми, сфагновыми и лишайниковыми сообществами. На высотах более 1000 м пояс стлаников разрежен, чередуется с участками горных лишайниково-кустарничковых тундр. На восточном макросклоне Срединного хребта доля участия кедрового стланика заметно выше по сравнению с западным макросклоном Ключевской группы вулканов. Это объясняется климатическими различиями восточного и западного макросклонов ЦКД, а также историей развития их растительного покрова в голоцене (Нешатаева, 1986; Хоментовский, 1995). Горные тундры распространены на высотах от 1100 м и выше, представлены лишайниково-кустарничковыми тундрами, чередующимися с участками альпийских кустарничково-разнотравных луговин в ложбинах стока и лишайниковыми сообществами на щебнистых и каменистых склонах (Нешатаева, 1986, 2006).

Растительность западного макросклона Ключевской группы вулканов подвержена воздействию современного вулканизма. Здесь развиты обширные вулканические плато, покрытые лавовыми потоками и рыхлыми пирокластическими отложе-

ниями. На западном макросклоне вулкана Ушковский (Дальняя Плоская) на высотах 250—400 м произрастают еловые леса, не образующие выраженного пояса. Лиственничники и производные от них белоберезняки и осинники распространены на равнинах и предгорьях. На высотах 400—800 м распространен пояс каменноберезовых лесов, Субальпийский пояс стлаников выражен на высотах 850—1100 м. На высотах 1000 м распространены субальпийские лиственничные редколесья и редины с подлеском из кедрового стланика. Верхняя граница леса (1000—1100 м) представлена сочетаниями фрагментов каменноберезовых и лиственничных редколесий, сообществ ольховых и кедровых стлаников, участков субальпийских разнотравных лугов и кустарничковых горных тундр (Гришин, 1996).

Материалы и методика

В июле—августе 2003—2006 гг. детально-маршрутными методами обследована территория общей площадью около 2500 км^2, протяженность маршрутов составила более 300 км. Геоботанические исследования проводили в восточном районе, прилегающем к подножию Ключевской группы вулканов (р. Студеная, урочище Куль, окрестности пос. Козыревск, юго-западный макросклон вулкана Ушковский) и в западном районе, охватывающем левобережье р. Камчатки от пос. Атласово до предгорий Козыревского и Быстринского хребтов (бассейны рек Шехман, Шехлун и Сехлун, Быстрая), долина р. Анавгай, склоны Козыревского и Быстринского хребтов, водоразделы рек Козыревка и Быстрая). Геоботанические описания выполняли на пробных площадях размерами 20 × 20 м. Заложено 45 пробных площадей, привязанных к географической системе координат с помощью GPS. На каждой пробной площади выполняли морфологическое описание почвенного разреза. Геоботанические описания выполняли по стандартной методике (Методы.., 2002) (табл. 1). Для древесного яруса проводили сплошной инструментальный перечет

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сообществ лиственничников Центральной Камчатки

Ярусы и виды	Лиственничники							Лиственничные редколесья
	кустарниково-разнотравные	багульниковые	брусничные	лишайниковые	зеленомошные	хвощовые	осоковые	
	Количество описаний							
	6	7	5	5	5	5	5	5
Древостой, сомкнутость	0.5	1	0.5	0.25	1	0.35	0.55	0.2
Древостой состав								
Larix cajanderi	8.5	8.7	9.5	9.8	5.9	6.7	9.6	10
Picea ajanensis	0.4	0.5			0.3	2.5		
Betula platyphylla	1.1	0.8	0.5	0.2	3.8	0.8	0.5	
Alnus hirsuta		+						
Подрост, количество экз./га	1333	370	1605	710	368	1113	213	0
Larix cajanderi	25	4	215	250	8	63		
Picea ajanensis	550	143			217	300		
Betula platyphylla	633	214	1380	325	92	750	213	
Populus tremula	58			37.5	8			
Salix caprea	17							

Ярусы и виды	Лиственничники							Лиственничные редколесья
	кустарниково-разнотравные	багульниковые	брусничные	лишайниковые	зеленомошные	хвощовые	осоковые	
	Количество описаний							
	6	7	5	5	5	5	5	5
Древостой, сомкнутость	0.5	1	0.5	0.25	1	0.35	0.55	0.2
S. bebbiana	38			87.5	8			
Sorbus sibirica	8	7	10		25			
Alnus hirsuta		4						
Подлесок, сомкнутость	0.4	0.3	0.5	0.4	0.3	0.4	0.8	0.5
Lonicera caerulea	V/17	II/2	IV/8	V/<1	IV/<1	V/17	V/30	IV/5
Juniperus sibirica	IV/5	III/+	III/8	V/8	V/1	III/+		IV/1
Pinus pumila	V/<1	V/23	IV/22	V/28	IV/22	III/10		II/23
Ribus triste	II/+	I/+	II/+	III/+		III/+	V/<1	
Rubus sachalinensis	I/+	I/+	I/1			III/+		II/+
Rosa amblyotis	V/12	I/+				III/<1	III/+	
R. acicularis		III/1	V/7	III/+	V/6	III/8	III/5	
Lonicera chamissoi		II/+	I/+		II/3			
Spiraea beauverdiana	II/1	I/+						
S. salicifolia	I/+						V/45	
Salix pulchra		I/+						II/2
S. bebbiana	I/1							
Sorbus sibirica	III/1							
Alnus fruticosa				III/2				
Crataegus chlorosarca	I/1							
Rhododendron aureum					II/+			
Травяно-кустарничковый ярус, среднее проективное покрытие, %	62	67	54	28	63	55	70	52
Geranium erianthum	V/8							II/+
Thalictrum minus	V/+							II/+
Saussurea pseodu-tilesii	V/<1							II/+
Solidago spiraeifolia	IV/+	I/+	I/+		IV/+			
Chamerion angustifolium	V/6	V/+	III/+	III/+	IV/+	V/1	III/5	IV/+
Maianthemum bifolium	V/14	I/+	I/+				V/2	
Trientalis europaea	V/1		II/+		II/+	III/+		
Rubus arcticus	V/3	III/+	III/1		IV/4	V/7	V/6	II/+
Linnaea borealis	V/3	V/14	V/2	V/<1	V/11	III/+		IV/2
Vaccinium vitid-idaea	IV/1	V/24	V/35	V/21	V/35			V/9
Pyrola incarnata	IV/+	IV/1	IV/1	V/4	V/7	III/+		II/+
Ortilia secunda	V/3	V/1	II/+	V/2	V/1	III/+	III/+	II/+
Calamagrostis purpurea subsp. *langsdorffii*	V/3				II/+	V/13	V/15	II/+
C. lapponica		III/+	IV/1		IV/+			
Atragene ochotensis	V/4	V/+	V/1	III/+	V/+	III/+		II/+
Carex pallida	V/3				II/+	III/+	V/2	
C. vanheurckii		II/+	I/+		IV/+			
Equisetum arvense	IV/6	III/+	II/+			III/+	V/25	V/2
Galium boreale	V/1	I/+				III/+	III/<1	IV/+
Lathyrus pilosus	V/<1	III/+	III/2		II/+		III/+	IV/+
Equisetum pratense	III/+							

Ярусы и виды	Лиственничники							Лиственничные редколесья
	кустарниково-разнотравные	багульниковые	брусничные	лишайниковые	зеленомошные	хвощовые	осоковые	
	Количество описаний							
	6	7	5	5	5	5	5	5
Древостой, сомкнутость	0.5	1	0.5	0.25	1	0.35	0.55	0.2
Equisetum variegatum	III/+	V/<1	III/+		V/2	III/+		II/+
Lycopodium annotinum subsp. *pungens*	III/+	I/+			V/1	III/+		
Moehringia lateriflora	IV/+					III/+	III/+	II/+
Pyrola minor	II/+				IV/+			
Ledum decumbens	I/+	V/31	V/14		V/2			V/12
Empetrum nigrum		I/+						IV/5
Vaccinium uliginosum		III/1			IV/+			V/28
Equisetum sylvaticum	II/+	I/<1				V/35	V/6	II/1
Diphasiastrum complanatum	I/+	I/+			IV/2			
Trisetum sibiricum	I/+		I/+				III/<1	II/+
Milium effusum	I/+						III/+	
Stellaria radians	II/+						V/1	
Carex vesicata	I/+						V/15	
Filipendula palmata	I/+						V/30	
Gymnocarpium dryopteris		I/+			II/+	III/+		
Anemone debilis		I/+	I/+		II/+			
Goodyera repens		III/+	II/+		IV/+	III/+		
Festuca altaica		III/+	II/+					IV/1
Achillea kamtschatica		I/+				III/+		
Avenula dahurica	III/+							
Bromopsis pumpelliana	II/+							
Cypripedium yatabeanum	II/8							
Viola langsdorffii	II/+							
Pteridium aquilinum	I/+							
Pleurospermum uralense	I/+							
Lerchenfeldia flexuosa	I/+							
Allium ochotense	I/3							
Clematis fusca	I/+							
Cacalia hastata	II/+							
Pedicularis resupinata	I/+							
Senecio cannabifolius	I/+							
Iris setosa	I/+							
Poa nemoralis	I/+							
Carex podocarpa	I/+							
Antennaria dioica				III/+				
Hieracium umbellatum				V/+				
Silene repens				III/+				
Astragalus schelichowii				III/+				
Artemisia borealis				III/+				
Urtica platyphylla							III/+	
Aconitum fisherii							III/+	
Veratrum oxysepalum							III/<1	
Carex sordida							III/<1	
C. globularis								II/+

Ярусы и виды	Лиственничники							Лиственничные редколесья
	кустарниково-разнотравные	багульниковые	брусничные	лишайниковые	зеленомошные	хвощовые	осоковые	
	Количество описаний							
	6	7	5	5	5	5	5	5
Древостой, сомкнутость	0.5	1	0.5	0.25	1	0.35	0.55	0.2
Мохово-лишайниковый ярус, проективное покрытие, %	7	10	2	68	40	1	2	68
Мхи	6	8	1	2	38	1	1	58
Sanionia uncinata	V/+	V/+	III/+	V/+	IV/+	V/+	V/+	IV/<1
Ptilidium pulcherrimum	V/+	V/+	I/+		IV/+	III/+	V/+	
Pohlia nutans	III/+	V/+	III/+	V/+	II/+		V/+	II/+
Orthodicranum montanum	IV/+	IV/+	II/+		V/+	III/+	V/+	II/+
Dicranum fuscescens	IV/1	III/+	III/+		V/+	III/+	V/+	IV/2
Lophozia longidens	IV/+	III/+	II/+		V/+		III/+	
Ceratodon purpureus	II/+	I/+	IV/+			V/+	III/+	II/+
Polytrichum juniperinum	V/<1	II/+	II/+	III/2		III/+		IV/+
Dicranum fragilifolium	II/+	III/+	I/+				V/+	
D. polysetum	IV/2	III/1	I/+		V/<1			II/7
Herzogiella turfacea	III/+	I/+	I/+					
Pleurozium schreberi	III/4	IV/6	III/1	V/1	V/24			V/43
Tetraphis pellucida	II/+				II/+	III/+	III/+	
Brachythecium reflexum	III/+						V/+	IV/+
Plagiothecium laetum		II/+					III/+	
P. denticulatum		I/+					V/+	
Barbilophozia hatcheri	II/+	I/+						II/+
Cephaloziella sp.		III/+						
Ptilidium ciliare		I/+	I/+		II/+			
Pohlia cruda		II/+			II/+			
Brachytecium campestre	III/+							
Oncophorus wahlenbergii	I/+			III/+	II/+			II/+
Polytrichum commune		IV/2	I/+		IV/10			IV/+
Leptobrium pyriforme		II/+	I/+					II/+
Plagiomnium ellipticum							V/+	
Calliergon cordifolium							V/<1	
Hylocomium splendens		I/+		III/+	II/<1			II/3
Dicranum majus								II/3
Лишайники	1	2	1	66	2	1	1	10
Cladonia cenotea	II/+	III/+	III/+	III/+	V/+			
C. coneocraea	IV/+		III/+	III/+		III/+	V/+	
C. ochrochlora	II/+	III/+	I/+		II/+	III/+	III/+	
C. chloropchaea	IV/+		I/+	V/+		III/+		
C. fimbriata	II/+	I/+	III/+				III/+	
Peltigera didactyla	I/+	I/+	I/+	III/+		III/+		
Cladonia rangiferina	I/+	I/+	I/+	V/18	II/+			II/3
C. cornuta		I/+	I/+	III/+	II/+	III/+		
C. botrytes	I/+	I/+		III/+		III/+		
C. arbuscula	I/+	I/+		V/38	II/+			II/5
C. gracilis	I/+			V/2	II/+	III/+		II/<1
C. amaurocraea		I/+		V/+				
C. pleurota	I/+	I/+		III/+				

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ярусы и виды	Лиственничники							Лиственничные редколесья
	кустарниково-разнотравные	багульниковые	брусничные	лишайниковые	зеленомошные	хвощовые	осоковые	
	Количество описаний							
	6	7	5	5	5	5	5	5
Древостой, сомкнутость	0.5	1	0.5	0.25	1	0.35	0.55	0.2
Cladonia scabiuscula	II/+		I/+					
C. pyxidata		I/+	I/+	III/+				
Peltigera aphtosa		III/2			II/+			II/1
P. polydactylon						V/+		
P. malacea				V/<1				II/+
Flavocetraria nivalis				V/<1				
Stereocaulon paschale				V/3				
Cladonia uncialis				V/2				
C. stellaris				III/1				
Stereocaulon tomentosum				III/2				

Примечание. Римскими цифрами обозначен класс константности, арабскими — среднее проективное покрытие вида.

(табл. 2). Для каждой пробной площади отмечали наличие или отсутствие признаков пожара (угли), вулканогенного (пепловые прослойки) или антропогенного воздействия (пни).

При камеральной обработке применяли метод табличного эколого-фитоценотического анализа (Нешатаев Ю., 1987). Для выявления связи сообществ с условиями местообитания (показателями почвенного богатства и увлажнения) использовали метод прямой ординации по морфологическим почвенным признакам с учетом экологии видов. В результате были выделены типы местообитаний и разработана ординация в комплексных осях В. Н. Сукачева (1930). Классификация растительных сообществ основана на эколого-фитоценотических принципах русской геоботанической школы. К одной ассоциации относили фитоценозы сходного видового состава и структуры. В пределах ассоциаций выделяли субассоциации по составу доминирующих видов и особенностям флористического состава сообществ, отражающим экологические особенности фитоценозов. Наименования синтаксонов принимали в соответствии с рекомендациями Проекта Всероссийского кодекса фитоценотической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Латинские названия сосудистых растений приведены по Каталогу флоры Камчатки (Якубов, Чернягина, 2004), мохообразных — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992), лишайников — по А. Г. Микулину (1990).

Результаты и обсуждение

Видовой статус лиственницы, произрастающей на п-ове Камчатка, долгое время являлся спорным и неоднократно пересматривался. Разделяя взгляды Е. Г. Боброва (1972, 1978) и И. Ю. Коропачинского (Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002), мы относим лиственницу, произрастающую на Камчатке, к виду *Larix cajanderi* Mayr. Нами разработана эколого-фитоценотическая классификация лиственничных лесов Центральной Камчатки.

ТАБЛИЦА 2

Количественные характеристики древесного яруса в сообществах лиственничников Центральной Камчатки

Группы ассоциаций	Сомкнутость	Вид	Доля в составе	Количество деревьев на п. п.	Количество деревьев, шт./га	$D_{ср.}$, см	$H_{ср.}$, м	*G*, на п. п., $м^2$	*G*, $м^2$/га	*M* на п. п., $м^3$	*M*, $м^3$/га
Лиственничники кустарниково-разнотравные	0.5	*Betula platyphylla*	1.3	16	408	23	15.0	0.321	8.03	0.702	17.55
		Larix cajanderi	8.2	9	233	68	27.4	2.071	51.78	8.290	207.25
		Picea ajanensis	0.4	2	58	24	12.3	0.079	1.97	0.150	3.76
		Sorbus sibirica	Ед.	1	17	7	7.8	0.003	0.07	0.004	0.10
		Salix bebbiana	Ед.	1	17	5	4.8	0.001	0.03	0.001	0.03
		Crataegus chlorosarca	Ед.	1	25	5	3.0	0.001	0.02	0.001	0.02
Лиственничники багульниковые	0.5	*Betula platyphylla*	0.8	13	325	23	12.5	0.306	7.66	0.311	7.78
		Larix cajanderi	8.7	24	592	35	22.1	1.286	32.15	3.971	99.28
		Picea ajanensis	0.5	5	113	19	11.6	0.059	1.47	0.106	2.64
		Alnus hirsuta	Ед.	1	25	6	4.9	0.001	0.01	0.001	0.01
Лиственничники брусничные	0.5	*Betula platyphylla*	0.5	20	500	10	9.8	0.089	2.22	0.152	3.81
		Larix cajanderi	9.5	27	663	30	22.4	0.966	24.14	2.930	73.24
Лиственничники лишайниковые	0.25	*Betula platyphylla*	0.2	8	200	11	6.6	0.033	0.83	0.039	0.98
		Larix cajanderi	9.8	19	475	29	18.1	0.834	20.85	2.065	51.63
Лиственничники зеленомошные	0.7	*Betula platyphylla*	3.8	21	525	19	13.5	0.353	8.83	0.697	17.43
		Larix cajanderi	5.9	10	250	27	19.7	0.400	10.00	1.099	27.48
		Picea ajanensis	0.3	7	175	10	8.7	0.039	0.98	0.058	1.45
Лиственничники хвощовые	0.35	*Betula platyphylla*	0.8	19	475	15	11.9	0.127	3.16	0.239	5.98
		Larix cajanderi	6.7	5	113	55	20.8	0.718	17.94	2.069	51.71
		Picea ajanensis	2.5	15	363	27	16.1	0.332	8.29	0.760	19.00
Лиственничники осоковые	0.55	*Betula platyphylla*	0.45	11	263	19	13.1	0.180	4.49	0.355	8.88
		Larix cajanderi	9.55	15	363	52	22.4	2.636	65.9	8.032	200.79

Примечание. $D_{ср.}$ — средний диаметр стволов на высоте 1.3 м, $H_{ср.}$ — средняя высота древостоя, *G* — сумма площадей сечения, *M* — запас, п. п. — пробная площадь.

Формация I. Lariceta cajanderi — Лиственничники из лиственницы Каяндера.

Группа ассоциаций I. Lariceta cajanderi fruticoso-herbosa (Kabanov, 1963) Neshatayev, 1987 — лиственничники кустарниково-разнотравные (Кабанов, 1963).

Асс. 1. Laricetum cajanderi fruticoso-herbosum (Kabanov, 1963) comb. nov. — лиственничник кустарниково-разнотравный (Кабанов, 1963).

Вариант 1. var. typicum; Вариант 2. var. eguisetoso-calamagrostidosum.

Группа ассоциаций II. Lariceta cajanderi ledosa (Kabanov, 1963) comb. nov. — лиственничники багульниковые (Кабанов, 1963).

Асс. 2. Laricetum cajanderi ledosum (Kabanov, 1963) comb. nov. — лиственничник багульниковый (Кабанов, 1963).

Субасс. 2.1. Laricetum cajanderi ledosum subass. typicum.

Вариант 1. var. typicum; Вариант 2. var. ledoso-vacciniosum; Вариант 3. var. ledoso-linnaeosum.

Асс. 3. Laricetum cajanderi vacciniosum — лиственничник брусничный.

Группа ассоциаций III. Lariceta cajanderi cladinosa (Kabanov, 1963) comb. nov. — лиственничники лишайниковые (Кабанов, 1963).

Асс. 4. Laricetum cajanderi cladinosum — (Vorobjov, 1937) comb. nov. — лиственничник лишайниковый (Воробьев, 1937).

Асс. 5. Laricetum cajanderi vaccinioso-cladinosum — лиственничник бруснично-лишайниковый.

Группа ассоциаций IV. Lariceta cajanderi hylocomiosa — лиственничники зеленомошные.

Асс. 6. Laricetum cajanderi vaccinioso-hylocomiosum — лиственничник бруснично-зеленомошный.

Асс. 7. Laricetum cajanderi nanoherboso-hylocomiosum — лиственничник низкотравно-зеленомошный.

Группа ассоциаций V. Lariceta cajanderi equisetosa — лиственничники хвощовые.

Асс. 8. Piceeto-Laricetum equisetosum sylvatici — елово-лиственничник хвощовый.

Асс. 9. Laricetum spiraeoso-equisetosum arvensi — лиственничник спиреево-хвощовый.

Группа ассоциаций VI. Lariceta cajanderi pumilae-pinosa — лиственничники кедровостланиковые.

Асс. 10. Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum — лиственничник багульниково-кедровостланиковый.

Формация II. Sublariceta cajanderi — лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера.

Группа ассоциаций VII. Sublariceta cajanderi fruticuloso-hylocomiosa — лиственничные редколесья кустарничково-зеленомошные.

Асс. 11. Sublaricetum cajanderi uliginosi vacciniosum — лиственничное редколесье голубичное.

Группа ассоциаций VIII. Sublariceta cajanderi pumilae-pinosa — лиственничные редколесья кедровостланиковые.

Асс. 12. Sublaricetum cajanderi pumilae-pinosum — лиственничное редколесье кедровостланиковое

Всего выделено 12 ассоциаций, объединенных в 8 групп ассоциаций, и две формации. Ниже приведена краткая характеристика синтаксонов. При описании синтаксонов виды перечислены в порядке уменьшения проективного покрытия.

Группа ассоциаций I. Lariceta cajanderi fruticoso-herbosa — лиственничники кустарниково-разнотравные

Синтаксономия. Сообщеста группы ассоциаций выделены Н. Е. Кабановым (1963) как группа типов леса Kurilense-Lariceta fruticoso-herbosa, в которую он включил 2 типа леса: Лиственничники кустарниково-разнотравные (K.-L. fruticoso-herbosum) и лиственничники можжевеловые (K.-L. juniperosum), а также производные от них белоберезняки. Подчеркивая своеобразие сообществ этой группы, он указывал, что их нельзя относить к группе типов леса лиственничников травяных (Lariceta herbosa), распространенных на Сахалине, на севере Приморья, на юге Хабаровского края, в Амурской обл. и в южной Якутии. В покрове собственно лиственничников травяных преобладают вейник Лангсдорфа и осоки, а кустарники отсутствуют или встречаются крайне редко (Колесников, 1947; Кабанов, 1963).

Синэкология. Лиственничники кустарниково-разнотравные занимают наиболее богатые, хорошо увлажненные местообитания. Они встречаются преимущественно на первых надпойменных террасах в долинах р. Камчатки и ее крупных притоков, на участках, вышедших из-под влияния затопления, на конусах выносов сухих речек, на плоских делювиально-пролювиальных и флювиогляциальных равнинах, на периферии шлейфов вулканов. Участки, занятые лиственничниками кустарниково-разнотравными, обычно удалены от р. Камчатка не более чем на 10 км, а от ее крупных притоков — на 1—2 км, что связано с особенностями гидрологического режима почв. Иногда они встречаются небольшими участками в предгорьях, в долинах крупных ручьев. Сообщества группы имеют высокую полноту (0.8—1.0), могут достигать II—III классов бонитета (Кабанов, 1963; Ефремов, 1969; 1973а, в). Под кустарниково-разнотравными лиственничниками формируются торфянисто-грубогумусные задернованные почвы. Величина pH составляет 5.1—5.5. Мощность оторфованной подстилки составляет 3—4 см. Образование сухоторфянистого горизонта обусловлено периодическим выпадением вулканического пепла, замедляющего разложение органического вещества (Стефин, 1962).

Распространение. Сообщества группы ассоциаций распространены в равнинной части Центральной Камчатской депрессии. По данным Д. Ф. Ефремова (1973а), они занимают до 30 % площади долинных лиственничников. На Восточной Камчатке сообщества кустарниково-разнотравных лиственничников встречаются небольшими участками на старых террасах долины р. Лиственничная (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев, 1987; Нешатаев В., Нешатаева, 1994).

Асс. 1. Laricetum cajanderi fruticoso-herbosum — лиственничник кустарниково-разнотравный

Синтаксономия. Сообщества ассоциации описаны в Центральной Камчатке Н. Е. Кабановым (1963) под названием Kurilense-Laricetum fruticoso-herbosum. С. Ю. Липшицем под названием Laricetum (dahuricae) altoherbosum (Липшиц, Ливеровский, 1937) эта ассоциация упоминается для Центральной Камчатки. Им приведено также одно описание, без указания к какой ассоциации из упоминаемых им оно относится. Для Восточной Камчатки эта ассоциация описана под названием Laricetum cajanderi altiherbosum (Нешатаев В., 1987). В этой работе мы предлагаем закрепить за ассоциацией эпитет, предложенный Кабановым, так как «altiherbosa» в общепринятом смысле соответствует *Filipendula kamtschatica* и ее спутникам, отсутствующим или очень редким в сообществах ассоциации.

Распространение. Сообщества ассоциации распространены на левом берегу р. Камчатки, в окрестностях пос. Козыревск и на правом берегу р. Камчатка, в районе ее притоков — рек Шехлун и Сехлун, в предгорьях восточного склона Быстринского хребта. Встречаются на Восточной Камчатке, в долинах рек Лиственничная, Северная, Перевальная (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев В., 1987). Сходные сообщества описаны в долинах рек на юге Магаданской обл. (Котляров, 1972).

Синморфология. Нами изучены старовозрастные кустарниково-разнотравные лиственничники (возраст лиственницы около 250 лет). Для сообществ ассоциации характерна сложная вертикальная структура древостоя, с участием березы плосколистной, осины, ели, ивы козьей, изредка — тополя душистого. В составе лиственничных древостоев отмечена примесь во II пологе древесного яруса березы плосколистной (*Betula platyphylla*). Для лиственничников восточного района ЦКД характерна небольшая примесь ели (*Picea ajanensis*) и осины (*Populus tremula*), подлесок (сомкнутость до 0.5—0.6) с участием жимолости (*Lonicera caerulea*), шиповника (*Rosa amblyotis*), спиреи (*Spiraea beauverdiana*), можжевельника (*Juniperus sibirica*) и др. В небольшом количестве в подлеске обычно присутствует кедровый стланик (*Pinus pumila*). Травяно-кустарничковый ярус отличается значительным видовым разнообразием (25—30 видов) и высоким проективным покрытием (50—70 %). Наиболее часто и с высоким обилием встречаются *Maianthemum bifolium*, *Cypripedium yatabeanum*, *Geranium erianthum*, *Orthilia secunda*, *Linnaea borealis*, *Chamerion angustifolium*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Мохово-лишайниковый ярус не развит, мохообразные встречаются единично, хотя их видовое разнообразие представлено 26—27 видами.

Синэкология. Кабанов (1963) считает асс. лиственничник кустарниково-разнотравный центральной ассоциацией в эколого-фитоценотических рядах камчатских лиственничников. На Восточной Камчатке сообщества ассоциации встречаются в долинах рек Лиственничная и Северная по надпойменным террасам, на высотах 400—500 м. В отличие от центральнокамчатских они имеют более низкую производительность, соответствующую IV—V классам бонитета (Рассохина, Науменко, 1986; Нешатаев В., 1987).

Синдинамика. Л. И. Рассохина и А. Т. Науменко (1986 : 26) полагают, что кустарниково-разнотравные лиственничники формируются «путем заселения лиственницей участков пойменных и суходольных лугов, аласов». По нашему мнению, сообщества ассоциации возникают на месте пионерных пойменных лесов из *Salix udensis* и *Alnus hirsuta*, которые по мере выхода местообитаний из пойменного режима, замещаются белоберезняками с участием лиственницы, или сразу лиственничниками. К группе ассоциаций лиственничников кустарниково-разнотравных следует отнести также лиственничник беднопокровный линнеевый, описанный в Кроноцком заповеднике (Рассохина, Науменко, 1986) и являющийся кратковременной возрастной стадией сообществ группы. После сплошных рубок на месте кустарниково-разнотравных лиственничников формируются кипрейные, вейниково-кипрейные и кустарниковые сообщества вырубок (Ефремов, 1969). После пожаров или рубок восстановление кустарниково-разнотравных лиственничников идет через стадию производных белоберезняков кустарниково-разнотравных (асс. Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum) или осинников вейниковых (асс. Tremuletum calamagrostidosum). При отсутствии благоприятных условий для возобновления лиственницы послепожарные белоберезовые леса часто образуют длительнопроизводные сообщества. Широко распространенной производной ассоциацией является асс. Betuletum platyphyllae fruticoso-varioherbosum — белоберезняк кустарниково-разнотравный. Кустарниково-разнотравные белоберезняки, формирую-

щиеся на месте старовозрастных кустарниково-разнотравных лиственничников в результате пожаров, описаны нами в окрестностях оз. Шехман, в предгорьях Быстринского хребта. Сообщества ассоциации характеризуются одновозрастным древостоем сомкнутостью 0.8. Возраст березы около 100 лет. Давность пожара 100—110 лет. Возобновление *Populus tremula* и *Betula platyphylla* единичное, отмечен подрост рябины (*Sorbus sibirica*) и черемухи (*Padus asiatica*). В подлеске сомкнутостью до 0.8 доминируют жимолость (*Lonicera caerulea*), малина (*Rubus sachalinensis*) и шиповник (*Rosa amblyotis*). В травяно-кустарничковом ярусе (покрытие 50 %) обильны *Pyrola incarnata*, *Maianthemum bifolium*, *Carex pallida*, *Rubus arcticus*, *Atragene ochotensis*, *Equisetum pratense*. Встречаются *Calamagrostis langsdorffii*, *Chamerion angustifolium*, *Lathyrus pilosus*, *Galium boreale*, *Moehringia lateriflora*, *Thalictrum minus*, *Filipendula palmata*, *Ortilia secunda* и др. Мохово-лишайниковый ярус не выражен, мхи встречаются единично, преимущественно на валеже и в прикомлевых частях деревьев. В бассейне р. Шехман на свежей гари нами описано сообщество кустарниково-хвощово-вейникового лиственничника (асс. Laricetum fruticoso-varioherbosum var. eguisetoso-calamagrostidosum), тоже являющееся послепожарной стадией кустарниково-разнотравного лиственничника. Древесный ярус разреженный, со следами недавнего низового пожара, много сухостоя лиственницы и обгорелого валежа. В подлеске встречается *Lonicera caerulea*, в травяном ярусе доминируют *Calamagrostis langsdorffii* и *Equisetum sylvaticum*.

Группа ассоциаций II. Lariceta cajanderi ledosa — лиственничники багульниковые

Синтаксономия. Багульниковые лиственничники (с участием *Larix dahurica* s. l.) впервые были описаны В. Н. Сукачевым (1912) в бассейне р. Тунгира, где они приурочены к пологим частям склонов, ровным участкам, иногда — к надпойменным террасам, под названием асс. Laricetum ledosum. В травяно-кустарничковом покрове этих сообществ преобладает *Ledum palustre*, обильна *Vaccinium vitis-idaea*. В. Н. Дробов (1927) в Приленской полосе Якутии охарактеризовал сообщества асс. Laricetum ledosum, распространенные на подзолистых песчаных почвах с близким залеганием вечной мерзлоты. Здесь в ряде случаев в древостое была отмечена примесь ели (*Picea obovata*). Эту же ассоциацию описал Р. И. Аболин (1929) на Лено-Вилюйской равнине, на бедных песчаных, хорошо увлажненных почвах. Он отметил, что багульниковые лиственничники распространены до приполярных районов Якутии, где переходят в багульниковые лиственничные редколесья и редины. Сообщества багульниковых лиственничников с развитым моховым ярусом из *Pleurozium shreberi, Hylocomium splendens* и других зеленых мхов встречаются также в долине р. Алдан (Поварницын, 1933). На Камчатке группа ассоциаций багульниковых лиственничников выделена Кабановым как группа типов леса Kurilense-Lariceta ledosa, куда он включил тип леса K.-L. ledosum — лиственничник багульниковый. Д. Ф. Ефремов (1973а) рассматривал в составе этой группы также сообщества багульниково-брусничных и багульниково-можжевеловых лиственничников. Кабанов (1963) включал в состав группы багульниковых лиственничников также и сообщества с участием других видов лиственницы (*Larix sibirica, L. dahurica*), указывая на широкое распространение лесов этой группы в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Однако на Дальнем Востоке следует различать 2 группы ассоциаций багульниковых лиственничников. К группе асс. Lariceta hypoleuci-ledosa Б. П. Колесников (1947) относит асс. Laricetum dila-

tati-ledosum (Васильев, 1937) с участием *Ledum dilatatum* и близкого *L. hypoleucum,* сообщества ассоциации приурочены к дренированным местообитаниям высоких террас и возвышенностей; и асс. Piceeto-Laricetum terrasorum Б. А. Ивашкевича (1933). К группе асс. Lariceta palustri-ledosa он относит асс. Laricetum palustris-ledosum (Васильев, 1937); syn.: Laricetum palustri-ledosum (Колесников, 1947), сообщества которой развиваются на заболоченных торфянисто-глеевых почвах и являются переходными к сообществам асс. Laricetum sphagnosum (Колесников, 1947). Так, он приводит для Средне-Амурской равнины группу асс. Lariceta palustri-ledosa, характеризующуюся сплошным моховым покровом из *Sphagnum magellanicum, S. fuscum, S. centrale, S. angustifolium* и развитым травяно-кустарничковым ярусом из *Ledum palustre, L. hypoleucum*, *Chamaedaphne calyculata, Vaccinium uliginosum* и осок (Колесников, 1947 : 41). В. М. Савич (1928) и Ивашкевич (1933) относят сходные сообщества к асс. Laricetum sphagnosum (лиственничная марь). По нашему мнению, эти сообщества необходимо относить к группе асс. Lariceta sphagnosa — лиственничники сфагновые, которые являются переходными к сообществам сфагновых болот с редкой лиственницей — группе асс. Sphagneta magnolaricosa (Сукачев, 1912; Колесников, 1947; Нешатаев и др., 1994, и др.). Таким образом, в Восточной Сибири, Приамурье и Якутии багульниковые лиственничники с доминированием *Ledum palustre* приурочены к заболоченным местообитаниям с подтоком грунтовых вод и характеризуются иным флористическим составом (с участием осок, болотных кустарничков, сфагнов) и структурой, чем камчатские суходольные багульниковые лиственничники. На Камчатке багульниковые лиственничники (с преобладанием *Ledum palustre* или *L. decumbens*) (syn.: *L. palustre* subsp. *decumbens*) встречаются на сухих, хорошо дренированных склонах и террасах и существенно отличаются от дальневосточной асс. Laricetum palustris-ledosum (Васильев, 1937), приближаясь к сообществам корреспондирующей восточносибирской асс. Laricetum ledosum (Сукачев, 1912).

Синэкология. Сообщества лиственничников багульниковых занимают удаленные от долины р. Камчатки местообитания, приурочены к хорошо дренированным, сухим междуречьям боковых притоков р. Камчатки, древним речным террасам и пологим склонам водоразделов. Хорошо выражен кочковатый микрорельеф. Почвы торфянисто-грубогумусные. Для них характерны низкое содержание гумуса и наиболее кислая реакция среды (pH = 4.5—4.7). Периодическое выпадение вулканических пеплов способствует консервации органического вещества. Высокая полнота древостоев, значительное покрытие багульника и недостаточное почвенное увлажнение приводят к накоплению сухой оторфованной грубогумусной подстилки, запасы которой достигают 16 т/га (Стефин, 1962). Производительность древостоев этой группы невысокая, III—IV классов бонитета (Ефремов, 1969; Кабанов, 1963).

Синморфология. Происхождение производных лиственничников багульниковых, как правило, послепожарное, поэтому они имеют высокую полноту древостоя, иногда сильную загущенность, одновозрастный или четко поделенный на возрастные поколения древостой. В возрасте 150 лет в древесном ярусе насчитывается до 1200 экз/га. Древесный ярус одновидовой или с единичной примесью *Betula platyphylla*.

Синдинамика. Сообщества коренных лиственничников багульниковых обычно формируются на месте лиственничников багульниково-брусничных, являющихся стадией развития лиственничников лишайниковых, приуроченных к скелетным наносам «сухих речек» или к периферии лавовых потоков (Ефремов, 1969). При уничтожении лиственничников багульниковых в результате пожа-

ров, сплошных рубок или катастрофических вулканических извержений на их месте образуются производные белоберезняки багульниково-брусничные (Кабанов, 1963). В одних случаях восстановительные сукцессии идут через длительнопроизводные сообщества белоберезняков; в других — после сильных пожаров, при наличии поблизости источников семян и при благоприятных условиях возобновления сразу идет восстановление лиственничников. После сплошных рубок на месте багульниковых лиственничников формируются багульниково-вейниковые, багульниково-можжевеловые и брусничные сообщества вырубок (Ефремов, 1969).

Распространение. Сообщества группы ассоциаций широко распространены в Центральной Камчатке. Занимают бóльшую часть территории, покрытой лиственничными лесами. Изучены нами в равнинной части междуречья р. Быстрая и р. Козыревка, а также на высоких флювиогляциальных террасах рек Быстрая и Анавгай.

Асс. 2. Laricetum cajanderi ledosum — лиственничник багульниковый

Синморфология. Древостой старовозрастный, разрежен и имеет незначительную примесь березы (*Betula platyphylla*) во II ярусе. Сомкнутость крон — 0.4. Возобновление лиственнницы слабое, в основном на выворотах выпавших лиственниц. Намного лучше идет семенное и вегетативное возобновление березы. В подлеске встречаются разреженные куртины кедрового стланика (*Pinus pumila)*. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 60—70 %. Для лиственничников багульниковых характерен бедный видовой состав сосудистых растений — около 10—15 видов на пробной площади. При этом, как правило, хорошо выражены подъярусы. В первом подъярусе доминирует *Ledum decumbens*. Травы встречаются единично — *Chamerion angustifolium, Lathyrus pilosus*, *Calamagrostis langsdorffii* и др. Второй подъярус образован *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda* и *Equisetum variegatum*. Мохово-лишайниковый ярус выражен фрагментарно, его проективное покрытие не превышает 3—5 %, однако видовое богатство в 2 раза больше, чем в травяно-кустарничковом ярусе, и составляет 25—27 видов.

Синдинамика. В связи с отсутствием жизнеспособного возобновления лиственницы, первый ярус древостоя, образованный перестойными лиственницами, в возрасте 300—350 лет постепенно распадается, и лиственничник замещается производным белоберезняком багульниково-брусничным (асс. Betuletum platyphyllae ledoso-vacciniosum). В районе исследований нами описаны сообщества, являющиеся вариантами асс. Laricetum cajanderi ledosum var. ledoso-vacciniosum — лиственничник багульниково-брусничный, var. ledoso-linnaeosum — лиственничник багульниково-линневый.

Асс. 3. Laricetum cajanderi vacciniosum — лиственничник брусничный

Синтаксономия. Лиственничники брусничные в качестве самостоятельного типа леса рассматривают В. В. Стефин (1962), Д. Ф. Ефремов (1973а,в). Н. Е. Кабанов (1963) рассматривает их как вариант асс. Laricetum cajanderi ledosum. Он отмечает, что на севере Приморья, на юге Хабаровского края, в Амурской обл. и Якутии распространена корреспондирующая асс. Laricetum (dahuruci) vacciniosum, имеющая исключительно послепожарное происхождение.

Синморфология. Состав древостоя 9Л 1Бб, сомкнутость 0.6—0.7. В возрасте 180—200 лет высота лиственницы достигает 25 м. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium vitis-idaea,* встречаются *Ledum decumbens*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda, Equisetum variegatum.*

Синэкология. Сообщества лиственничников брусничных занимают небольшие площади, встречаются на высоких надпойменных террасах р. Камчатки и ее притоков, обычно приурочены к гарям и зачастую граничат с лиственничниками багульниковыми и лиственничниками багульниково-брусничными. Под ними формируются грубогумусные почвы, характеризующиеся кислой реакцией (pH = 4.9—5.1), подстилка накапливается в меньших количествах, а содержание гумуса заметно выше, чем в почвах багульниковых лиственничников (Стефин,1962). Производительность древостоев соответствует III—IV классу бонитета.

Синдинамика. Лиственничники брусничные имеют в большинстве случает послепожарное происхождение, но также формируются на бедных водопроницаемых отложениях «сухих речек». В возрасте 25—30 лет при увеличении сомкнутости древесного яруса обычно сменяются лиственничниками багульниково-брусничными, затем — лиственничниками багульниковыми.

Группа ассоциаций III. Lariceta cajanderi cladinosa — лиственничники лишайниковые

Синтаксономия. Кабанов (1963) рассматривает лишайниковые лиственничники как группу типов леса Kurilense-Lariceta cladoniosa, в пределах которой он выделяет два типа леса: лиственничник лишайниковый (K.-L. cladoniosum) и лиственничник редкотравный (K.-L. arenosum), указывая, что они составляют единый «генетический» (т. е. динамический) ряд. Д. Ф. Ефремов (1973а) выделяет в качестве самостоятельного типа леса лиственничник шикшево-лишайниковый. Рассохина и Науменко (1986) выделяют в Кроноцком заповеднике тип леса лиственничник шикшевый, по их мнению, отличающийся от лиственничников шикшево-лишайниковых. Кабанов (1963) включает в группу типов леса Kurilense-Lariceta cladoniosa также горные лишайниковые лиственничные редколесья, распространенные на верхней границе леса, и относит их к типу леса K.-L. cladoniosum rupestre, а равнинные лишайниковые лиственничники — к типу леса K.-L. cladoniosum planum. Однако, по нашему мнению, значительное флористическое своеобразие горных лишайниковых лиственничников (преобладание в травяно-кустарничковом ярусе арктоальпийских видов), особенности их экологической приуроченности (развиты на каменистых и щебнистых маломощных почвах горных склонов) и структуры (разреженность, фрагментарность), а также малая сомкнутость древостоя позволяют рассматривать их в пределах формации лиственничных редколесий Sublariceta cajanderi как самостоятельную группу ассоциаций Sublariceta cajanderi cladinosa.

Синморфология. Сообщества лиственничников лишайниковых обычно редкостойные (сомкнутость от 0.2—0.3 до 0.5), с редким, несомкнутым подлеском из *Pinus pumila* и *Juniperus sibirica.* Для лиственничных древостоев характерна примесь из *Betula platyphylla*, *Populus suaveolens*, *P. tremula, Padus asiatica.* Травяной ярус значительно разрежен. В напочвенном покрове преобладают лишайники родов *Cladina, Cladonia, Stereocaulon.*

Синэкология. Для лишайниковых лиственничников характерна приуроченность к сухим и бедным местообитаниям. Они встречаются небольшими участками на делювиальных вулканических конусах выноса «сухих речек», характерных

для районов активного вулканизма. Производительность древостоев очень низкая, V—Va классов бонитета. Под лишайниковыми лиственничниками формируются первичные скелетно-грубогумусные почвы, которые занимают первое место по сухости в автоморфном ряду (Стефин, 1962).

Синдинамика. Ефремов (1973а) рассматривает лиственничники лишайниковые как стадию зарастания отложений сухих речек. В процессе формирования почвенного покрова лиственничники лишайниковые сменяются лиственничниками брусничными, которые в свою очередь являются стадией развития лиственничников багульниковых (Кабанов, 1964; Нешатаева, 1987).

Распространение. Лиственничники лишайниковые имеют на Камчатке ограниченное распространение. Они встречаются по правобережью р. Камчатка в районах действия «сухих рек» Пахча, Студеная, Козыревская и Рыбразводная, а также по левобережью р. Еловка и в нижнем течении рек Белая, Бычики, Киревна, Косыгинская и др. (Кабанов, 1963, 1964; Ефремов, 1973а, в; Нешатаева, 1987; Манько, 1974; Манько, Сидельников, 1989; Нешатаева, Гимельбрант, 2005, и др.). Сообщества группы описаны нами на правобережных террасах р. Студеной, в урочище Куль. Для этого района характерно чередование небольших по площади участков лиственничников лишайниковых с господствующими здесь лиственничниками брусничными и багульниково-брусничными, что обусловлено различиями эдафических условий. В горных районах Центральной и Восточной Камчатки на верхнем пределе распространения лиственничников (на высотах более 700 м в Центральной Камчатке и более 400 м — на Восточной Камчатке) встречаются лиственничные редколесья лишайниковые — Sublariceta cajanderi cladinosa (Нешатаев, Нешатаева, 1994). За пределами полуострова близкие ассоциации лишайниковых лиственничников (с участием *Larix cajanderi* или *L. gmelinii* s.l.) встречаются на Сахалине (Кабанов, 1940), на юге побережья Охотского моря (Воробьев, 1937), в Охотском р-не Хабаровского края (Розенберг, 1959) и в бассейне р. Алдана (Тюлина, 1957).

Асс. 4. Laricetum cajanderi cladinosum — лиственничник лишайниковый

Синтаксономия. Асс. Laricetum cladinosum (с участием *Larix dahurica* s. l. и сомкнутым покровом из *Cladina arbuscula*) описывает Д. П. Воробьев (1937) на юге Охотского побережья.

Синморфология. Лиственничник разреженный, разновозрастный. Преобладает лиственница среднего возраста (диаметр 15 см). В составе древостоя единично отмечены *Betula platyphylla, Populus suaveolens*. Сомкнутость древостоя 0.2. Подрост групповой, одновозрастный (около 30 лет), угнетенный. Сомкнутость подлеска 0.4. В первом подъярусе подлеска преобладает *Pinus pumila,* встречается *Alnus fruticosa*. Кедровый стланик представлен отдельно растущими высокими чашеобразными куртинами, под их пологом преобладает хвойный опад, отмечены сеянцы *Pinus pumila*. Второй подъярус подлеска разрежен, образован *Juniperus sibirica, Lonicera caerulea, Ribes triste*. Можжевельник образует здесь отдельные куртины до 2 м в диам. Покрытие травяно-кустарникового яруса 10 %, преобладают *Pyrola incarnata, Vaccinium vitis-idaea, Orthilia secunda*. Покрытие лишайникового яруса 50—60 %, доминирует *Cladina arbuscula*, содоминируют *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*. Мхи (покрытие до 5 %) встречаются в основном под пологом куртин *Alnus fruticosa*. Преобладают *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium shreberi*. Мхи и лишайники не образуют сомкнутого равномерного покрова, распределяясь по элементам мезорельефа в виде пятен и синузий отдельных видов.

Синдинамика. Изученные нами сообщества по набору диагностических признаков соответствуют сообществам типа леса лиственничник редкотравный (Kurilense-Laricetum arenosum), который выделен Кабановым (1963) и является стадией формирования лиственничников лишайниковых на песчано-пепловых отложениях «сухих речек». Сообщества асс. Laricetum cajanderi cladinosum представляют собой стадию формирования лиственничника бруснично-лишайникового.

Асс. 5. Laricetum cajanderi vaccinioso-cladinosum — лиственничник бруснично-лишайниковый

Распространение. Сообщества ассоциации распространены на отложениях сухих речек. Описаны в нижнем течении рек Студеная и Пахча, берущих начало на склонах Ключевской группы вулканов, в урочищах Куль и Пахчинские пески. Встречаются также в нижнем течении р. Косыгинская, стекающей со склонов вулкана Шивелуч.

Синморфология. Лиственничники старовозрастные, возраст лиственницы — 200 лет. Древостой невысокий (9—10 м), изреженный (сомкнутость 0.3), с примесью *Betula platyphylla,* единичными *Populus suaveolens*, *P. tremula.* Возобновление порослевое, отмечено у *Betula platyphylla, Salix bebbiana, Populus tremula* и семенное — у *Pinus pumila.* Сомкнутость подлеска 0.3. Преобладает *Pinus pumila*, образующий крупные, высокие чашеобразные куртины. Во втором подъярусе подлеска отмечены *Juniperus sibirica, Lonicera caerulea, Rosa amblyotis*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса — 45 %. Он образован *Vaccinium vitis-idaea, Empetrum nigrum, Linnaea borealis, Orthilia secunda, Pyrola incarnata, Antennaria dioica, Atragene ochotensis*, *Goodyera repens* и др. Аспектирует *Vaccinium vitis-idaea (*40 %), заметную роль в сложении травяного яруса играют *Orthilia secunda*, *Pyrola incarnata* и *Empetrum nigrum*, которая встречается отдельными пятнами. Прочие виды встречены единично. Основная роль в напочвенном покрытии принадлежит кустистым лишайникам рода *Cladina* (покрытие 60 %). Доминируют *Cladina arbuscula, C. rangiferina, C. uncialis, Stereocaulon tomentosum*. Мхи отмечены единично, в основном, образуют подушки на валеже. Для травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов характерна мозаичная горизонтальная структура. На эоловых осветленных микроповышениях преобладают лишайниковые синузии, в то время как травы и кустарнички приурочены к ровным участкам, часто заходят под кроны лиственниц и под полог кедрового стланика.

Синэкология. Почвы маломощные, слаборазвитые, сухие грубогумусные на песчано-пепловых отложениях «сухих речек».

Группа ассоциаций IV. Lariceta cajanderi hylocomiosa — лиственничники зеленомошные

Синтаксономия. Сообщества группы на Камчатке впервые описаны в рукописи Г. И. Каревым (1933) и охарактеризованы А. Л. Биркенгофом (1938), В. Г. Турковым (1963) и Д. Ф. Ефремовым (1973). Эти авторы выделяют группу типов леса лиственничники мшистые. В. Ю. Нешатаев, В. Ю. Нешатаева (1994) выделяют на Восточной Камчатке группу асс. Lariceta cajanderi hylocomiosa, в которую включают асс. Laricetum cajanderi hylocomiosum.

Синморфология. Сообщества группы характеризуются хорошо развитым напочвенным покровом из мхов-мезофитов (*Pleurozium shreberi, Polytrichum commu-*

ne, *Dicranum polysetum* и др.). Важнейшей особенностью сообществ группы является присутствие в древостое ели аянской (*Picea ajanensis*) и наличие жизнеспособного елового подроста.

Синэкология. Зеленомошные лиственничники распространены по узким террасам притоков р. Камчатки, в нижних частях пологих склонов предгорий, в условиях хорошего увлажнения. Почвы сезонно мерзлотные торфянистые, супесчаные, среднемощные.

Синдинамика. Большинство авторов рассматривают сообщества лиственничников зеленомошных как стадию естественного восстановительного ряда ельников зеленомошных (Карев, 1933; Биркенгоф, 1938; Турков, 1964; Ефремов, 1969, 1973а, б). Ю. И. Манько и В. П. Ворошилов (1978) указывают, что в районах распространения ели аянской сообщества группы будут сменяться ельниками зеленомошными при продолжительном (около 150—200 лет) отсутствии пожаров. После сплошных рубок лиственничников зеленомошных на их месте формируются хвощовые и осоково-вейниковые сообщества вырубок (Ефремов, 1969).

Распространение. Зеленомошные лиственничники довольно редко встречаются на Камчатке, нами описаны на левобережье р. Камчатки, в ее среднем течении. Встречаются в Кроноцком заповеднике (среднее течение р. Лиственничная). Кабанов (1963), работавший на правобережье р. Камчатки, зеленомошных лиственничников не выделяет. Среди сообществ группы наиболее распространенными являются лиственничники зеленомошные и лиственничники зеленомошно-долгомошные (Ефремов, 1973а). В районе наших исследований, в междуречье рек Крутенькая и Тополовая (правых притоков р. Козыревка), на плоской водораздельной гряде (около 200 м) нами встречен значительный по площади участок лиственничника бруснично-зеленомошного.

Асс. 6. Laricetum cajanderi vaccinioso-hylocomiosum — лиственничник бруснично-зеленомошный

В составе древостоя *Larix cajanderi, Betula platyphylla*, *Populus tremula* имеется небольшая примесь ели. Сомкнутость древостоя 0.7. Возраст лиственницы 80—100 лет. Отмечен многочисленный жизнеспособный подрост *Picea ajanensis,* возобновление осины, березы и лиственницы единичное. Максимальный возраст елового подроста 60 лет. В подлеске господствуют высокие куртины *Pinus pumila* (сомкнутость 0.4), во втором подъярусе подлеска отмечены *Rosa acicularis, Juniperus sibirica, Rhododendron aureum*. Возраст кедрового стланика 80 лет. Травяно-кустарничковый ярус довольно равномерный и однородный, проективное покрытие 40 %. На фоне ковра зеленых мхов преобладает *Vaccinium vitis-idaea*, на открытых микроповышениях обильна *Linnaea borealis*. Прочие виды травяно-кустарничкового яруса присутствуют в незначительном количестве. Мощность мохового покрова до 10 см. Покрытие мохово-лишайникового яруса 70 %, доминирует *Pleurozium shreberi* (до 60 %), обильны *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum, Peltigera aphthosa.*

Асс. 7. Laricetum cajanderi nanoherboso-hylocomiosum — лиственничник низкотравно-зеленомошный

Описан в бассейне р. Козыревка. Фитоценоз приурочен к обширной ложбине на высокой водораздельной террасе. Границами фитоценоза являются борта ложбины. Имеется сезонный сток по склонам ложбины. В составе древостоя отмече-

на *Picea ajanensis*. В подлеске доминирует *Pinus pumila*, а во втором подъярусе обильна *Lonicera chamissoi*. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 70 %, мохового яруса 40 %. В травяно-кустарничковом ярусе на микроповышениях преобладает *Pyrola incarnata* (20 %), в в микропонижениях и на ровных участках — *Rubus arcticus*, *Linnaea borealis* и *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой покров неравномерный, выражены крупные одновидовые синузии *Polytrichum commune* и *Pleurozium shreberi*.

Синдинамика. В связи с отсутствием возобновления лиственницы, интенсивным вывалом старых берез (*Betula platyphylla*) и активным внедрением ели при отсутствии пожаров развитие фитоценоза будет идти в сторону ельника зеленомошного.

Группа ассоциаций V. Lariceta cajanderi equisetosa — лиственничники хвощовые

Синтаксономия. Лиственничники хвощовые впервые выделены на Камчатке Кабановым (1963) как самостоятельная группа типов леса Kurilense-Lariceta equisetosa. В пределах группы он различал тип леса лиственничник хвощовый (K.-L. equisetosum) и производный от него тип белоберезняк разнотравно-хвощовый. Корреспондирующая ассоциация под названием Laricetum equisetosum — хвощовые лиственничники с доминированием *Equisetum sylvaticum* — описана Д. П. Воробьевым (1937) на Охотском побережье.

Синморфология. В древостое лиственничников хвощовых, так же как и лиственничников зеленомошных, характерна примесь ели во втором ярусе. Сообщества разных ассоциаций лиственничников хвощовых отличаются по участию в травяно-кустарничковом ярусе *Equisetum sylvaticum* или *E. arvense*. Более широко распространены лиственничники с преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе *E. sylvaticum*. Лиственничники с доминированием *E. arvense* встречаются реже. Эти 2 вида имеют различную экологию и содоминируют довольно редко. Н. Е. Кабанов (1963) описывает хвощовые лиственничники с преобладанием в травяном ярусе хвоща лесного и развитием в моховом ярусе пятен сфагновых мхов. Однако в таблице (табл. 19) он приводит лишь одно описание лиственничника (из окрестностей Средне-Камчатска) без участия хвоща лесного, с господством *Equisetum arvense* (№ 53).

Синэкология. Приурочены к узким долинам боковых притоков крупных рек, притеррасным понижениям, пологим склонам и шлейфам моренных холмов или пологим склонам предгорий. Увлажнение обильное, почвы сезонно-мерзлотные, торфянистые, супесчаные, среднемощные. Лиственничники с покровом из *Equisetum arvense* встречаются в местообитаниях с подтоком грунтовых вод. Под ними формируются торфянисто-перегнойные почвы. Избыточное увлажнение ухудшает аэрацию почв. Производительность лиственничных древостоев низкая, соответствует IV бонитету. Значения Ph не превышают 4.4. Увлажнение в лиственничниках с покровом из *Equisetum sylvaticum* нередко сезонно-застойное, почвы глееватые (Стефин, 1962; Кабанов, 1963).

Синдинамика. Вследствие постоянного увлажнения местообитаний сообщества группы мало подвержены лесным пожарам. По данным Кабанова (1963), лиственничники хвощовые при нарушениях сменяются производными сообществами белоберезняков разнотравно-хвощовых. При длительном отсутствии пожаров в районах распространения ели возможна смена лиственничников разнотравно-хво-

щовых ельниками низкотравно-хвощовыми. После вырубки хвощовых лиственничников на их месте формируются хвощовые и осоково-вейниковые вырубки (Ефремов, 1969).

Распространение. Сообщества группы встречаются довольно редко. Площади, занимаемые ими, невелики. Лиственничники хвощовые изучены нами на левобережье р. Камчатки, в долинах ее притоков — рек Шехлун и Сехлун, а также южнее, в долине р. Крутенькая, притока р. Козыревки. За пределами Камчатки хвощовые лиственничники встречаются на юге Охотского побережья (Воробьев, 1937) и в Магаданской обл. (Кабанов, 1977).

Асс. 8. Piceeto-Laricetum equisetosum sylvatici — елово-лиственничник хвощовый

Сообщество ассоциации описано на надпойменной террасе на правом берегу р. Крутенькая.

Синморфология. Первый подъярус древостоя образован *Larix cajanderi* и *Picea ajanensis*, второй подъярус — *Betula platyphylla* и *Alnus hirsuta*. Сомкнутость древостоя 0.5. Возраст ели около 200 лет, березы — 150 лет, лиственницы — более 200 лет. Отмечено обильное возобновление *Picea ajanensis* и единичное — *Alnus hirsuta*. В подлеске преобладают *Pinus pumila* (20 %), *Rosa acicularis* (10 %) и *Lonicera caerulea* (5 %). Распределение кустарников неравномерное. На осветленных участках жимолость и шиповник образуют сомкнутые куртины. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 40 %, преобладают *Rubus arcticus, Calamagrostis langsdorffi, Chamerion angustifolium, Gymnocarpium dryopteris*, *Equisetum arvense*. Горизонтальная структура отличается мозаичностью, обусловленной режимом увлажнения. Отмечены следы временного застойного переувлажнения — местами верхний слой почвы перемыт. На ровной перемытой поверхности господствует *Equisetum sylvaticum*. На стволах старого валежа обильна *Linnaea borealis*. Моховой ярус не выражен.

Синдинамика. Сообщество старовозрастное, длительно не горевшее, так как расположено рядом с руслом реки. Окружающие насаждения — сообщества различных стадий пирогенных сукцессий. Рядом с пробной площадью описан молодой (25—30 лет) белоберезняк разнотравно-хвощовый с участием в древостое старых лиственниц со следами пожара, под пологом которого отмечен массовый жизнеспособный подрост ели. При продолжительном отсутствии пожаров в течение 150—200 лет возможна смена елово-лиственничных и белоберезовых сообществ ельниками низкотравно-хвощовыми.

Асс. 9. Laricetum spiraeoso-equisetosum arvensi — лиственничник спиреево-хвощовый

В предгорьях Быстринского хребта на берегах рек Шехман и Сехлун нами изучены сообщества кустарниково-хвощовых лиственничников. Среди них описано редкое сообщество старовозрастного лиственничника спиреево-хвощового. Фитоценоз расположен на озерной террасе, в ложбине с широким дном и окружен кустарниково-разнотравными лиственничниками. В условиях избыточного увлажнения в кустарниковом ярусе господствует *Spiraea salicifolia* (70 %), в травяном ярусе — *Equisetum arvense* (40 %). В почве отмечена остаточная сезонная мерзлота.

Группа ассоциаций VI. Lariceta cajanderi pumilae-pinosa — лиственничники кедровостланиковые

Синтаксономия. В состав группы мы включаем асс. Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum — лиственничник багульниково-кедровостланиковый и асс. Laricetum cajanderi uliginosi vaccinioso-pumilae-pinosum — лиственничник голубично-кедровостланиковый. К этой же группе, по-видимому, следует также отнести тип леса «Горный лиственничник мшистый с кедровым стлаником», описанный в Кроноцком заповеднике (Рассохина, Науменко, 1986).

Синморфология. Сообщества группы характеризуются разреженным древесным ярусом (сомкнутость 0.3—0.4) и сомкнутым подлеском из кедрового стланика высотой до 3—3.5 м.

Синэкология. Сообщества группы приурочены к горным склонам, повышениям, междуречным плато, террасам и увалам, к моренным и вулканогенным холмам и грядам. Наиболее широко они распространены на склонах гор, на высотах до 300—400 м. Производительность сообществ группы в среднем соответствует IV бонитету, варьируя от III до V классов бонитета, (Ефремов, 1969). Под лиственничниками кедровостланиковыми формируются торфянисто-грубогумусные почвы. Мощная и кислая сухоторфянистая подстилка образуется при накоплении медленно разлагающегося опада кедрового стланика.

Синдинамика. В связи с высокой сомкнутостью кедрового стланика возобновление лиственницы затруднено. После распада старовозрастного древостоя на месте лиственничников кедровостланиковых образуются сообщества кедрового стланика (формация Pineta pumilae). После рубок на месте кедровостланиковых лиственничников формируются вейниковые, вейниково-багульниковые с кедровым стлаником и багульниковые сообщества вырубок (Ефремов, 1969).

Распространение. Сообщества этой группы распространены в пределах Центральной Камчатской депрессии, встречаются на восточных склонах Срединного хребта, описаны на Восточной Камчатке в бассейне рек Лиственничная и Северная (Рассохина, Науменко, 1986).

Асс. 10. Laricetum cajanderi ledoso-pumilae-pinosum — лиственничник багульниково-кедровостланиковый

Сообщества ассоциации описаны в бассейне р. Быстрая, на вершине пологой моренной гряды, на высоте 260 м.

Синморфология. Древостой разновозрастный (возраст лиственницы 100 и 60 лет), имеется примесь *Betula platyphylla*. Сомкнутость древостоя 0.5. Отмечено порослевое возобновление *Betula platyphylla*. В подлеске преобладает *Pinus pumila,* сомкнутость 0.7. Возраст кедрового стланика 60—80 лет. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40 %. В первом подъярусе аспектирует и преобладает *Ledum decumbens*. Во втором подъярусе преобладает *Vaccinium vitis-idaea*. Характерно участие в небольшом количестве *Vaccinium uliginosum*. Покрытие мохово-лишайникового яруса 40 %. В моховом покрове преобладает *Pleurozium shreberi*, из лишайников доминирует *Peltigera aphthosa*.

Синэкология. Участки лиственничников багульниково-кедровостланиковых встречаются среди лиственничников багульниковых, но занимают более высокие и дренированные участки рельефа.

Формация Sublariceta cajanderi —
лиственничные редколесья из лиственницы Каяндера

Горные лиственничные редколесья Центральной Камчатки до сих пор остаются недостаточно изученными. Для Восточной Камчатки (Кроноцкий заповедник) разработана эколого-фитоценотическая классификация лиственничных редколесий, отнесенных к формации Sublariceta cajanderi (Нешатаев, 1987; Нешатаев, Нешатаева, 1994). Формацию лиственничных редколесий Sublariceta dahuricae выделяют также Б. А. Быков (1960) и В. Б. Сочава (1961). В пределах этой формации выделено несколько групп ассоциаций, в том числе группа лиственничных редколесий кустарничково-зеленомошных.

Группа ассоциаций VII. Sublariceta cajanderi fruticuloso-hylocomiosa —
лиственничные редколесья кустарничково-зеленомошные

Асс. 11. Sublaricetum cajanderi uliginosi vacciniosum —
лиственничное редколесье голубичное

Синтаксономия. Сообщества ассоциации соответствуют типу леса лиственничника голубичного, впервые описанного для Центральной Камчатки Г. И. Каревым (1933); этот тип леса выделяли также Стефин (1962), Кабанов (1963) и Ефремов (1973а).

Синморфология. Древостой редкий, из *Larix cajanderi,* без примеси других пород, разновозрастный. Сомкнутость древостоя 0.1. В возрасте 200 лет высота лиственницы в среднем составляет 13 м. В возрасте 250 лет максимальная высота лиственниц не превышает 18 м, максимальный диаметр 22 см. Возобновление лиственницы отсутствует. Густой подлесок (сомкнутость 0.7) образован мощными куртинами *Pinus pumila*. Возраст кедрового стланика 100 лет. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50 %. Проективное покрытие видов и доминантов неравномерное: по периферии куртин кедрового стланика под его кронами преобладают *Empetrum nigrum, Ledum decumbens* и зеленые мхи, среди них доминирует *Pleurozium shreberi*. В прогалинах между куртинами стланика преобладает *Vaccinium uliginosum* и кустистые лишайники рода *Cladonia*. Покрытие зеленых мхов 60 %, а лишайников — 30 %.

Синэкология. Сообщества группы асс. лиственничные редколесья кустарничково-зеленомошные приурочены к горным склонам, встречаются в субальпийском поясе на высотах 400—800 м. Под голубичными лиственничными редколесьями формируются оторфованные дерново-грубогумусные почвы (Стефин, 1962). Производительность древостоев очень низкая, соответствует V_a-бонитету. Для лиственниц зачастую характерна узкая ветровая крона, нередко — суховершинность.

Синдинамика. Возобновление лиственницы отсутствует. Постепенно происходит выпадение старых и перестойных лиственниц, и, таким образом, лиственничные редколесья сменяются сообществами кустарничково-зеленомошных кедровостлаников.

Распространение. Сообщества ассоциации описаны на высотах 550—600 м в верхней части склона древней ледниковой морены по правому борту долины р. Быстрой. Сообщества голубичных лиственничных редколесий распространены в окрестностях пос. Эссо, отрогах Козыревского и Срединного хребтов. На восточном склоне Срединного хребта на горных склонах и плато, руинах древних вулка-

нов на высотах 500—600 м распространены лиственничные редколесья с подлеском из кедрового стланика — асс. Sublaricetum cajanderi pumilae-pinosum. Близкие к ним восточнокамчатские лиственничные редколесья кедровостланиковые, описанные в бассейне Кроноцкого озера, ранее были отнесены нами к асс. Ledeto-Laricetum pinosum pumilae (Нешатаев, Нешатаева, 1994).

Особенности динамики лиственничных лесов Центральной Камчатки

Сингенетические сукцессии лиственничников кустарниково-разнотравных на террасах р. Камчатки впервые описаны Ефремовым (1973а, в). Нами описаны различные стадии эндоэкогенетических сукцессий в лиственничниках различного возраста и состава, а также разные стадии пирогенных сукцессий длительно существующих сообществ лиственничников и производных от них сообществ белоберезовых лесов (рис. 2). Во втором ярусе лиственничных древостоев нередко

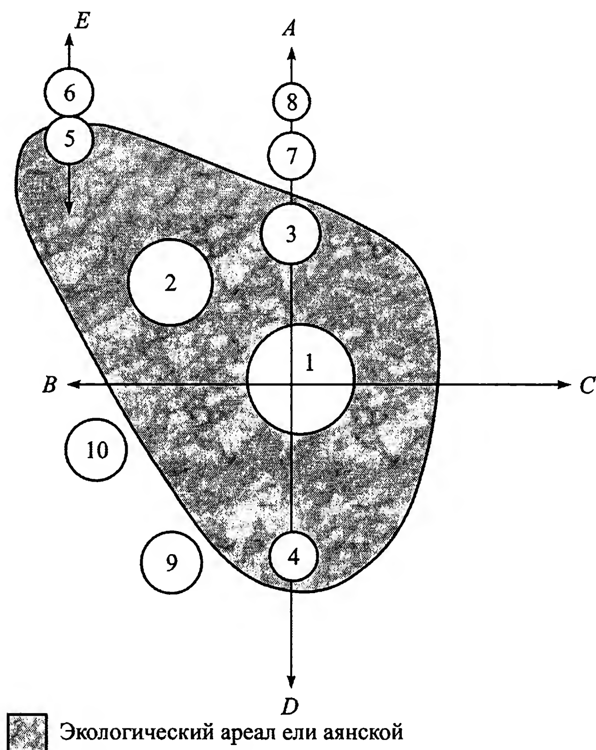


Рис. 2. Схема эколого-фитоценотических рядов лиственничников и лиственничных редколесий Центральной Камчатки.

На схеме показано положение групп ассоциаций лиственничников в комплексных осях основных прямодействующих факторов. В ряду *A* — усиление дренажа и уменьшение трофности, в ряду *B* — увеличение застойного увлажнения и уменьшение трофности, в ряду *C* — нормальный дренаж и повышенная трофность, в ряду *D* — увеличение проточного увлажнения, в ряду *E* — увеличение высоты над уровнем моря. Цифрами в кружках обозначены: 1 — лиственничники кустарниково-разнотравные, 2 — лиственничники зеленомошные, 3 — лиственничники багульниковые, 4 — лиственничники хвощовые, 5 — лиственничные редколесья голубичные, 6 — лиственничные редколесья кедровостланиковые, 7 — лиственничники брусничные, 8 — лиственничники лишайниковые, 9 — лиственничники осоковые, 10 — лиственничники сфагновые.

присутствует ель аянская. В ряде случаев она выходит в первый ярус, постепенно изменяя условия местообитания и способствуя смене всего сообщества.

Естественное возобновление *Larix cajanderi* под пологом материнских древостоев практически отсутствует. Только в сообществах кустарниково-разнотравных лиственничников отмечен немногочисленный подрост лиственницы на старом валеже (до 200—500 экз./га). В сообществах лиственничников кустарниково-разнотравных, зеленомошных и хвощовых отмечено многочисленное жизнеспособное возобновление ели аянской, свидетельствующее о потенциально возможных сменах этих сообществ ельниками. Хорошее возобновление лиственницы обычно наблюдается на гарях с сохранившимся живым древостоем и на вырубках с удаленной до минерального горизонта лесной подстилкой. Во втором подъярусе древостоев лиственничников равнинных местообитаний характерна примесь березы плосколистной. При отсутствии пожаров в возрасте около 300—350 лет происходит распад перестойных лиственничных древостоев. В зависимости от условий конкретного района Центральной Камчатки происходит их смена либо длительнопроизводными белоберезовыми лесами из *Betula platyphylla,* либо климаксовыми ельниками из *Picea ajanensis.* В районах, расположенных вне области современного распространения ели аянской, происходит смена лиственничников длительнопроизводными белоберезняками. В районах, где встречается ель, описаны смешанные елово-лиственничные сообщества, где во втором пологе древостоя преобладает ель аянская. В ряде случаев она выходит в первый полог, постепенно изменяя гидрологический режим и микроклимат всего сообщества. Длительнопроизводные порослевые белоберезняки, представляющие собой диаспорический субклимакс, формируются также в поясе хвойных лесов в районах активного вулканизма, где лиственница и ель были уничтожены на обширных территориях в результате вулканогенных катастроф.

В старовозрастных лиственничниках происходит естественное выпадение лиственницы из состава древостоя и, в зависимости от условий местообитания и особенностей района, идет их смена либо длительнопроизводными белоберезняками, либо ельниками. В настоящее время наиболее широко распространена группа лиственничников багульниковых. Сообщества группы являются послепожарными. На территориях, где происходит частый оборот пожаров, установить возраст восстановительной стадии конкретного участка леса достаточно сложно. С лиственничниками багульниковыми динамически связаны лиственничники лишайниковые и брусничные. Лиственничники лишайниковые, формирующиеся на песчаных террасах сухих рек, в ходе сингенетических сукцессий переходят в лиственничники брусничные и впоследствии сменяются лиственничниками багульниковыми. При увеличении почвенного богатства формируются багульниково-можжевеловые лиственничники. В настоящее время лиственничные леса Центральной Камчатки испытывают, помимо влияния вулканической деятельности, которая вызывает экзоэкогенетические смены в растительном покрове, сильнейшее антропогенное воздействие. В результате интенсивных рубок леса и частого оборота пожаров площади лесонасаждений наиболее производительных групп лиственничных лесов в настоящее время значительно сократились.

Заключение

Наиболее важную роль в формировании растительного покрова Центральной Камчатки играют климат, рельеф и воздействие современного вулканизма. Большое значение имеют региональные особенности почвообразования, характеризую-

щиеся преобладанием вулканогенного гумусо-пеплово-аккумулятивного процесса, в результате которого формируются рыхлые слоисто-пепловые почвы легкого гранулометрического состава и высокой водопроницаемости. Горный рельеф и умеренно-континентальный климат Центральной долины Камчатки обусловливают закономерности высотного распределения растительности. Восточный и Западный склоны ЦКД имеют сходное чередование высотных растительных поясов. Синтаксономическое разнообразие лиственничных сообществ обусловлено разнообразием типов местообитаний, которые связаны с положением в рельефе, а также с интенсивностью пеплопадов, увеличивающейся по мере приближения к действующим вулканам. С удалением от вулканов в южном и западном районах ЦКД производительность лиственничных древостоев увеличивается, что связано с повышением почвенного богатства и улучшением физических свойств почв. Наиболее широко распространенными группами ассоциаций лиственничников в Центральной Камчатке являются лиственничники кустарниково-разнотравные, приуроченные к делювиально-пролювиальным равнинам и надпойменным террасам и встречающиеся в наиболее богатых местообитаниях; лиственничники багульниковые, распространенные на холмистых равнинах, удаленных от русла, и на сухих террасах, вышедших из-под влияния «сухих речек»; и лиственничники кедровостланиковые, встречающиеся на предгорных холмистых увалах и на склонах гор. В вулканических районах Камчатки широко распространены лиственничники багульниковые, имеющие послепожарное происхождение. С ними динамически связаны лиственничники лишайниковые и лиственничники брусничные. Лиственничники лишайниковые приурочены к песчано-галечниковым отложениям «сухих речек», встречаются на маломощных примитивных почвах. В ходе сингенетических сукцессий они переходят в лиственничники брусничные, а в дальнейшем — в лиственничники багульниковые. Лиственничники хвощовые отмечены в долинах рек и ручьев, лиственничники зеленомошные — на плоских водораздельных грядах. Ранее обширные массивы долинных лиственничников Центральной Камчатки в настоящее время в значительной мере вырублены, пройдены пожарами и замещаются производными сообществами. В предгорьях Срединного хребта единично сохранились лишь небольшие разрозненные участки коренных старовозрастных лиственничников, которые представляют несомненную научную ценность и нуждаются в особой охране.

Благодарности

Выражаем искреннюю благодарность В. А. Бакалину за участие в полевых исследованиях и определение гербарных образцов печеночных мхов, О. А. Белкиной — за определения листостебельных мхов, Д. Е. Гимельбранту — лишайников и В. В. Якубову — сосудистых растений. Особую признательность мы приносим В. П. Ветровой за содействие в организации полевых работ и А. П. Кораблеву за помощь в камеральной обработке данных.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48035-а и 08-04-01294-а). Исследования 2003—2004 гг. были поддержаны Фондом японского общества содействия науке (JSTA).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аболин Р. И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины // Тр. комиссии по изучению ЯАССР. Л., 1929. Вып. 10. 102. С.

Биргенгоф А. Л. Леса центральной части полуострова Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. М., 1938. Вып. 6. С. 1—193.

Биргенгоф А. Л. Краткий очерк лесов центральной части полуострова Камчатки // Камчатский сборник. М.; Л., 1940. Т. 1. С. 67—126.

Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц // Комаровские чтения. 1972. Вып. 25. С. 1—95.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Евтеева И. С., Лупикина Е. Г. Стратиграфия четвертичных отложений и оледенения Камчатки. М., 1968. 227 с.

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата, 1960. Т. 1. 316 с.

Васильев В. Н. Растительный покров Малого Хингана // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. Ботанич. 1937. Т. 2. С. 103—272.

Воробьев Д. П. Растительность южной части побережья Охотского моря // Тр. Дальневосточн. фил. АН СССР, Сер. ботанич. М.; Л., 1937. Т. 2. С. 19—102.

Геншель Л. М. Отчет по исследованию лесов полуострова Камчатки в лето 1907 г. // Тр. съезда лесных чинов Приамурского управления гос. имуществ. Приложение № 42. Хабаровск, 1908. С. 420—451.

Гришин С. Ю. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов // Владивосток, 1996. 154 с.

Дробов В. П. Краткий очерк растительности Ленско-Алданского плато // Материалы комиссии по изучению ЯАССР. Л., 1927. Вып. 8. С.

Ефремов Д. Ф. Леса Камчатки // Леса Дальнего Востока. М., 1969. С. 212—227.

Ефремов Д. Ф. Лиственничники центральной части Камчатки (экология, типология, особенности роста и формирования). Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Хабаровск, 1973а. 34 с.

Ефремов Д. Ф. О генезисе лиственничных лесов центральной части Камчатки // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. М., 1973б. С. 68—84.

Ефремов Д. Ф. Типы лиственничных лесов центральной части Камчатки // Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. М., 1973в. С. 130—160.

Зонн С. В., Карпачевский Л. О., Стефин В. В. Лесные почвы Камчатки. М., 1963. 264 с.

Ивашкевич Б. А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. Хабаровск, 1933. 167 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Кабанов Н. Е. Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток, 1940. 211 с.

Кабанов Н. Е. Типы лиственничных лесов Камчатки // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М., 1963. С. 12—125.

Кабанов Н. Е. Зарастание песков «сухих» речек в Центральной Камчатке // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1964. Вып. 3. № 12. С. 62—70.

Кабанов Н. Е. Леса Камчатской области // Леса СССР. М., 1969. С. 714—740.

Кабанов Н. Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М., 1977. 175 с.

Камчатка, Курильские и Командорские острова. История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. М., 1974. 439 с.

Карев Г. И. Опыт типологии лесов долины р. Камчатки // Материалы Лесообследовательской экспедиции АКО 1931 г. Петропавловск-Камчатский, 1931. Рукопись. Фонды Гос. Архива Камчатской обл. Фонд № 544. № . С. 1—13.

Карев Г. И. Типы лесов долины р. Камчатки. Научный ответ НИС АКЛ // Материалы Лесообследовательской экспедиции АКО. Петропавловск-Камчатский, 1933. Рукопись. Гос. Архив Камчатской обл. Фонд 544, № . С. 1—76.

Карпачевский Л. О., Взнуздаев Н. А. К характеристике лесных вулканических почв центральной части долины р. Камчатки // Тр. Первой Сибирской конференции почвоведов. Красноярск, 1962. С. 239—254.

Колесников Б. П. Лиственничные леса Средне-Амурской равнины // Тр. Дальневосточной базы им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. ботаническая. Вып. 1. Владивосток, 1947. С. 3—73.

Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М., 1974. 202 с.

Корниенко С. Д. Отчет по лесоисследовательским работам, проведенным в долине р. Камчатки в полевой период 1932 г. экспедицией НИС. Фонды Гос. архива Камчатской обл. Фонд 544. Оп. 1. Дело № 66. С. 1—93.

Коропачинский И. Ю. Семейство Сосновые — *Pinaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 9—24.

Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.

Котляров И. И. Основные типы долинных лиственничников юга Магаданской области // Тр. ДальНИИЛХ. 1972. Вып. 14. С. 22—46.

Липшиц С. Ю., Ливеровский Ю. А. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. 1937. Вып. 4. С. 1—250.

Любимова Е. Л. Камчатка. Физико-географический очерк. М., 1961. 190 с.

Малинин В. К. Леса долины реки Камчатки, Камчатской области // Ежегодн. Лесного Департамента. СПб., 1912. С. 1—16.

Малинин О. И. Вулканические почвы лиственничных лесов Камчатки (география, систематика, лесохозяйственное использование). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 27 с.

Манько Ю. И. Некоторые черты динамики лесной растительности Камчатки под влиянием сухих речек // Бот. журн. 1974а. Т. 59. № 5. С. 707—716.

Манько Ю. И. Влияние современного вулканизма на растительность Камчатки и Курильских островов // Комаровские чтения. Вып. 22. Владивосток, 1974б. С. 5—31.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Еловые леса Камчатки. М., 1978. 256 с.

Манько Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 161 с.

Мелекесцев И. В., Краевая Т. С., Брайцева О. А. Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. М., 1970. 104 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток. 1990, 128 с.

Научно-прикладной справочник по климату. Сер. 3. Многолетние данные. Камчатская область. СПб., 2001. Ч. 1—6. Вып. 27. 597 с.

Нешатаев В. Ю. Травяно-кустарниковые лиственничники и лиственничные редколесья Восточной Камчатки // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 669—678.

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. Т. 1. № 1. С. 62—70.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю. Лиственничники и лиственничные редколесья // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) (Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. 1994. Вып. 16). СПб., 1994. С. 19—39.

Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю., Хабарова Н. Н. Растительность болот // Растительность Кроноцкого государственного заповедника (Восточная Камчатка) (Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. 1994. Вып. 16). СПб., 1994. С. 167—196.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л., 1987. 192 с.

Нешатаева В. Ю. Сообщества кедрового стланика Срединной и Центральной Камчатки: Тр. I Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Деп. в ВИНИТИ № 6847 а—В86. С. 107—134.

Нешатаева В. Ю. Сукцессии растительности на отложениях сухих речек в Центральной долине Камчатки // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1987. Вып. 3. № 17. С. 45—52.

Нешатаева В. Ю. Растительность полуострова Камчатка: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2006. 62 с.

Нешатаева В. Ю., Гимельбрант Д. Е. Напочвенные лихеносинузии в лишайниковых лиственничниках Центральной Камчатки // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф. Т. 2. СПб., 2005. С. 45—49.

Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю. Принципы геоботанического районирования полуострова Камчатка // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии: Тез. Междунар. конф. к 100-летию со дня рожд. акад. Е. М. Лавренко. СПб., 2000. С. 88—90.

Овсянников В. Ф. Отчет об исследовании лесов долины р. Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1928. Рукопись. Гос. Архив Камчатской обл. Фонд 544. Дело № 100. С. 1—84.

Овсянников В. Ф. Очерк древесной и кустарниковой растительности долины р. Камчатки // Зап. Владивост. отд. Русск. геогр. о-ва. 1929. Т. 2 (19). Владивосток, 1929. С. 9—40.

Поварницын В. А. Леса долины р. Алдана от города Томмота до устья р. Учура // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1933. Т. 1. С. 155—231.

Рассохина Л. И., Науменко А. Т. Лиственничные леса в бассейне Кроноцкого озера // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 22—34.

Розенберг В. А. Краткий очерк растительности Охотского района // Биологические ресурсы Дальнего Востока. М., 1959. С. 57—80.

Савич В. М. Типы растительного покрова севера Приморья // Материалы по изучению колонизационных районов Дальневосточного края. Владивосток, 1928. Вып. 1. 52 с.

Соколов И. А. Вулканизм и почвообразование. М., 1973. 224 с.

Сочава В. Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Тр. Ин-та биологии Уральск. фил. АН СССР. 1961. Вып. 27. С. 5—22.

Стефин В. В. К вопросу о влиянии вулканических отложений на лесную растительность в центральной части долины р. Камчатки // Докл. АН СССР. 1960. Т. 133. № 4. С. 947—949.

Стефин В. В. Некоторые лесорастительные свойства почв лиственничников долины р. Камчатки // Тр. I Сибирской конф. почвоведов. Красноярск, 1962. С. 255—261.

Сукачев В. Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской области (фитосоциологический очерк) // Тр. Амурской экспедиции. Вып. 16. Ботанические исследования 1910 г. СПб., 1912. 286 с.

Турков В. Г. Естественное возобновление основных древесных пород среднего течения р. Камчатки и меры содействия ему // Леса Камчатки и их лесохозяйственное значение. М., 1963. С. 126—167.

Турков В. Г. Леса полуострова Камчатки, их естественное возобновление и хозяйство в них. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Красноярск, 1964. 24 с.

Тюлина Л. Н. Очерк растительности верхнего течения р. Алдана // Тр. Ин-та биологии Якутск. фил. АН СССР. Вып. 3. М., 1957. С.

Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика на Камчатке. Владивосток, 1995. 227 с.

Шамшин В. А. Влияние вулканических пеплопадов на леса Центральной Камчатки // Вопр. геогр. Камчатки. 1967. Вып. 5. С. 103—109.

Якубов В. В., *Чернягина О. А.* Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский, 2004. 165 с.

SUMMARY

The results of detailed field investigations of Cajander larch (*Larix cajanderi* Mayr.) forests and open-forest widely distributed in the Central part of the Kamchatka Peninsula are presented. The ecological-phytocoenotical plant community classification of the larch forests and open-forests was elaborated. 12 associations were distinguished, ranged into 8 groups of associations and 2 formations. The species compositions, the community structure, the age of the tree layer, the ecological peculiarities and the patterns of community dynamics were characterized. It was shown that the larch communities of the Kamchatka Central Valley are secondary permanent forests. Their successional status is characterized as a long-time diasporic subclimax. Permanent volcanogenic influence causes the irreversible plant succession processes. As a result of Holocene volcanogenic activities, the prevalence of serial plant communities and secondary permanent associations at the vast areas of Central Kamchatka is in existence: larch forests covering the central part of the peninsula replaced the virgin primeval spruce (*Picea ajanensis* Fisch.) forests. Cajander larch forests are strongly influenced by vocanogenic and antropogenic factors (forest fires, cutting, volcanic ash-falls, etc.). At the same time the high-mountain larch open-forests of Central, Middle and East Kamchatka found at the upper forest limit in the Sredinny and Vostochny mountain ranges are the primeval climax communities.

СООБЩЕНИЯ

УДК 577.581.526.325

© М. С. Селина, Т. В. Морозова, А. А. Бегун

МОРФОЛОГИЯ *OXYPHYSIS OXYTOXOIDES* И *SCRIPPSIELLA SPINIFERA* (*DINOPHYTA*), НОВЫХ ВИДОВ ДЛЯ МОРЕЙ РОССИИ

M. S. SELINA, T. V. MOROZOVA, A. A. BEGUN.

MORPHOLOGY OF *OXYPHYSIS OXYTOXOIDES* AND *SCRIPPSIELLA SPINIFERA* (*DINOPHYTA*), NEW SPECIES FOR THE RUSSIAN SEAS

Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН
690041Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 310900
E-mail: marsel@imb.dvo.ru
Поступила 04.05.2007
Окончательный вариант получен 09.11.2007

В заливе Петра Великого Японского моря обнаружены динофлагеллаты — *Oxyphysis oxytoxoides* Kofoid и *Scrippsiella spinifera* Honsell et Cabrini. Это первая находка видов в морях России. Приведены особенности морфологии и экологии, а также сведения о географическом распространении видов.

Ключевые слова: динофлагеллаты, морфология, *Oxyphysis oxytoxoides*, *Scrippsiella spinifera*, Японское море.

Среди дальневосточных морей России Японское море является наиболее изученным во флористическом отношении. Согласно последней сводке, для него отмечено 345 видов и внутривидовых таксонов динофлагеллат (Коновалова, 1998). Однако продолжающийся мониторинг фитопланктона залива Петра Великого и применение новых методов исследования позволили значительно дополнить флору динофлагеллат Японского моря новыми видами и родами (Орлова, Морозова, 2003; Орлова и др., 2003; Orlova et al., 2004; Селина, Морозова, 2005; Коновалова, 2006). В настоящей работе приводятся данные по морфологии и экологии двух новых для морских вод России динофлагеллат *Oxyphysis oxytoxoides* и *Scrippsiella spinifera*, обнаруженных в заливе Петра Великого Японского моря. Оба вида относятся к числу редких, данные по их морфологии и экологии немногочисленны (Kofoid, 1926; Tai, Skogsberg, 1934; Hernández-Becerril, 1988; Honsell, Cabrini, 1991; Kobayashi, 1995).

Материал и методика

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона, собранные в рамках планктонного мониторинга, проводимого в разных частях залива Петра Великого (Японское море) с 1985 г. по настоящее время. Пробы отбирали сетью и батометром с поверхностного горизонта преимущественно в весенне-осеннее время, на отдельных станциях — круглогодично. Материал фиксировали раствором Утермеля

и изучали с применением световой (СМ) и сканирующей электронной (СЭМ) микроскопии. При изучении клетки в СМ применяли методы расчленения и окрашивания теки, описанные ранее Г. В. Коноваловой (1998). Для исследования в СЭМ организмы отлавливали с помощью микрокапилляра и отсаживали на фильтр, помещенный в специальный контейнер. Затем их отмывали дистиллированной водой и прогоняли через серию спиртов концентрацией 25, 50, 75, 96 и 100 % и сушили на воздухе. Высушенный материал покрывали золотом и исследовали с помощью электронного микроскопа LEO 430 SEM (Carl Zeiss, Cambridge, U. K.).

Измерения клеток проводили в СМ с помощью окуляр-микрометра. Было измерено 10 клеток каждого вида.

Результаты и их обсуждение

Oxyphysis oxytoxoides Kofoid (табл. I, *1—7*).

Kofoid, 1926 : 205, pl. 18, fig. *1—4*; Tai, Skogsberg, 1934 : 474, fig. 14; Hernández-Becerril, 1988 : 523, fig. *6*, *7*.

Клетки веретеновидные, вытянутые в длину и сжатые латерально, длина в 4—5 раз превышает ширину. Длина клетки — 60—80 мкм (среднее значение — 68.4 мкм), ширина (в самой широкой части гипотеки) — 18—28 мкм (24.05 мкм соответственно). Коническая эпитека составляет около 1/3 от длины всего тела и заканчивается оттянутым округлым концом либо шипом. Она асимметрична в латеральном (табл. I, *1—3, 5, 6*) и симметрична в дорсивентральном положении (табл. I, 4, 7). Поясок довольно широкий и глубокий с узкой каймой. Задняя поясковая кайма немного шире передней (табл. I, *5, 7*). Поясок немного смещен (табл. I, *7*). Борозда очень короткая, слегка вдается в эпитеку и занимает около $^1/_4$ длины гипотеки, с двух сторон имеет гладкую кайму (табл. I, *5—7*). Левая кайма более длинная и широкая по сравнению с правой, прикрывает борозду (табл. I, *7*). Коническая гипотека немного асимметричная как в дорсивентральном, так и в латеральном положении. Гипотека с брюшной стороны имеет почти прямую левую сторону с небольшим изгибом в нижней части и равномерно выпуклую правую сторону (табл. I, *7*). Правая сторона гипотеки, как правило, антапикально оттянута или заканчивается шипом. С брюшной стороны пластинки теки соединены зигзагообразным швом, вдоль которого дочерние клетки расходятся в процессе деления (табл. I, *6*). Тека ретикулированная с порами, за исключением апикального и антапикального концов, где поверхность гладкая (табл. I, *5—7*). Поверхность пояска покрыта узкими продольными ребрышками (табл. I, *5—7*).

Округлое ядро располагается в середине гипотеки (табл. I, *3*). Хлоропласты отсутствуют, в некоторых клетках отмечали шарообразные бесцветные тела сходного размера (табл. I, *1, 2*).

O. oxytoxoides обнаружен в Японском море в заливах Посьета и Амурском, а также в бухте Золотой Рог в сентябре—октябре при температуре воды 14—26 °С и солености 28.8—31‰. Максимальная плотность клеток (630 кл/л) была отмечена в евтрофном водоеме лагунного типа в черте г. Владивосток, где также наблюдали делящиеся клетки *O. oxytoxoides*.

Обнаруженные нами клетки *O. oxytoxoides* почти полностью соответствуют первоначальным описаниям вида (Kofoid, 1926; Tai, Skogsberg, 1934), за исключением таких мелких деталей, как: в клетках, обнаруженных в Японском море, задняя поясковая кайма немного шире передней; гипотека с брюшной стороны имеет почти прямую левую сторону с небольшим изгибом в нижней части и равномерно вы-

пуклую правую сторону; ретикуляция теки отмечается также и у дочерних клеток в районе сагиттального шва (табл. I, *6*). Кроме того, обнаруженные нами экземпляры крупнее по сравнению с описанными предыдущими исследователями (Kofoid, 1926; Tai, Skogsberg, 1934; Hernández-Becerril, 1988). Что касается шарообразных бесцветных тел внутри клеток, то такие же образования наблюдал и Kofoid (1926), но не смог объяснить их природу. H. Inoue с соавт. (1993), изучая питание *O. oxytoxoides*, отнесли эти образования к вакуолям, которые в большом количестве образовывались у «насытившихся» организмов.

O. oxytoxoides — единственный вид рода *Oxyphysis* монотипического сем. *Oxyphysaceae*. Этот вид морфологически очень сходен с представителями рода *Oxytoxum*, но имеет строение теки аналогичное таковому динофизоидов. C. Kofoid (1926) считал этот род связующим звеном между порядками *Dinophysiales* и *Peridiniales*.

Достоверная информация о распространении этого вида отсутствует, так как при гидробиологических исследованиях его часто путают с представителями рода *Oxytoxum* (Steidinger, Tangen, 1996). Полагают, что *O. oxytoxoides* — широко распространенный вид, обитающий в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах, Средиземном и Черном морях (Sournia, 1986; Gomez, Boicenco, 2004).

Scrippsiella spinifera Honsell et Cabrini (табл. II, *1—7*).

Honsell, Cabrini, 1991 : 167, fig. *1—16*; Kobayashi, 1995 : 77, fig. *4—13*.

Клетки удлиненной формы, слегка уплощены в дорсивентральном направлении, 36.2—52 мкм дл. (среднее значение — 44.7 мкм), 24.5—35.2 мкм шир. (29.9 мкм). Эпитека больше гипотеки, конической формы, с оттянутым апексом (табл. II, *1—3*). С дорсальной и вентральной сторон она немного вогнутая возле апекса и выпуклая в остальной части тела (табл. II, *1, 2*). Сбоку эпитека асимметричная: прямая с брюшной стороны и вогнуто-выпуклая со спинной (табл. II, *3*). Гипотека трапециевидная, разделенная бороздой на две доли. На конце каждой доли имеются 2—3 коротких шипа (табл. II, *1—3, 4*). Поясок хорошо выраженный, нисходящий, смещенный на половину своей ширины. Борозда достигает антапекса и слегка расширяется в своей нижней части (табл. II, *1*). Текальные пластинки имеют поры, беспорядочно расположенные на их поверхности.

Формула теки: Po, x, 4′, 3a, 7″, 6c, 5‴, 2⁗, 5s. Эпитека имеет ромбическую первую апикальную пластинку (1′) типа «ortho», характерную для большинства видов рода *Scrippsiella*, с почти равными верхними и нижними сторонами (табл. II, *6*). Вторáя вставочная пластинка (2a) шестиугольная, почти симметричная, типа «hexa». Среди пластинок борозды задняя бороздковая пластинка самая большая (S. p.), достигает антапекса. Ее верхняя сторона глубоко вырезана и образует две неравные доли, из которых левая значительно длиннее правой (табл. II, *7*). Имеются многочисленные дисковидные хлоропласты, округлое ядро располагается в центре эпитеки (табл. II, *1, 2*).

Вид образует покоящиеся споры.

В Японском море клетки *S. spinifera* были обнаружены у поверхности воды в заливе Посьета (северо-западная часть Японского моря) в июле-августе 1999 г. при температуре воды 23.7—25.2 °C. Максимальная концентрация клеток составляла 600 кл/л.

S. spinifera легко отличается от других представителей рода оттянутым апексом и гипотекой, разделенной бороздой на две доли, каждая из которых несет по два-три шипа (Honsell, Cabrini, 1991). Если подобную форму эпитеки имеют несколько видов рода *Scrippsiella*, то гипотека с шипами помимо *S. spinifera* была описана у *S. caponii* Horiguchi et Pienaar (Horiguchi, Pienaar, 1988). Однако шипы у

этого вида почти незаметные, а форма клетки и строение теки отличаются от таковых *S. spinifera*. Кроме того, согласно описанию G. Honsell и M. Cabrini (1991), текальные поры у *S. spinifera* окружены двойными концентрическими ребрами, необычными не только для рода *Scrippsiella*, но и вообще для динофлагеллат. Однако S. Kobayashi (1995), изучив теку *S. spinifera* из внутреннего Японского моря в СЭМ, не отметил этой характерной особенности и выразил сомнения в важности данной морфологической характеристики. К сожалению, мы не имели возможности рассмотреть в деталях строение пор с помощью СЭМ, но наблюдали концентрические круги на окрашенных текальных пластинках в световом микроскопе (табл. II, *5*).

S. spinifera известен из северной части Адриатического моря и внутреннего Японского моря (Honsell, Cabrini, 1991; Kobayashi, 1995).

На текущий момент род *Scrippsiella* содержит около 25 видов. До недавнего времени в дальневосточных морях России был известен только вид *S. trochoidea* (Stein) Loeblich III (Коновалова, 1998). В результате изучения поверхностных осадков прибрежья дальневосточных морей были обнаружены покоящиеся споры (цисты) еще пяти видов: *S. crystallina* Lewis, *Scrippsiella* cf. *lachrymosa* Lewis, *Scrippsiella* cf. *precaria* M. Monteresor et Zingone, *Scrippsiella* cf. *rotunda* Lewis и *Scrippsiella* sp. (Orlova et al., 2004). Из них только для *S. crystallina* были получены вегетативные клетки и описана их морфология (Орлова, Морозова, 2003). Среди обнаруженных, цисты *Scrippsiella* cf. *precaria* имели сходную морфологию с цистами *S. spinifera* (Kobayashi, 1995), но более мелкие размеры.

Виды *O. oxytoxoides* и *S. spinifera* отмечены у морского побережья России впервые. Причины появления этих видов в северо-западной части Японского моря могут быть различными. Так, *O. oxytoxoides*, скорее всего, давно обитает в наших водах, но при гидробиологических исследованиях его, по-видимому, путали с *Oxytoxum challengeroides* Kofoid, обитающим в заливе Петра Великого. Значительное морфологическое сходство *O. oxytoxoides* с этим видом отмечал еще Kofoid (1926). Второй вид, *S. spinifera*, имеет характерную форму клетки и не мог быть пропущен ранее. Его появление в заливе Посьета, по-видимому, связано с заносом теплым течением от берегов Японии, где этот вид был обнаружен ранее (Kobayashi, 1995). По всей видимости, род *Scrippsiella* представлен в дальневосточных морях значительно разнообразнее, чем полагали ранее. Об этом свидетельствует обнаружение цист видов этого рода в поверхностных осадках (Orlova et al., 2004). Препятствиями для изучения этих видов являются их мелкие размеры, отсутствие четко выраженных морфологических характеристик, таких как различные выросты и структура теки, а также, по-видимому, их низкая численность в исследованном регионе.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержки грантов ДВО-РФФИ № 06-04-96034, ДВО-1 06-I-П16-057, 06-I-II-11-034, ДВО-3 06-III-А-06-167 и 09-04-98570.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коновалова Г. В. Динофлагеллаты (*Dinophyta*) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток, 1998. 300 с.

Коновалова Г. В. Дополнение к флоре *Dinophyceae* дальневосточных морей России. Род *Protoperidinium* (*Peridiniales*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 539—546.

Орлова Т. Ю., Морозова Т. В. К изучению морфологии цист и вегетативных клеток *Scrippsiella crystallina* Lewis (*Dinophyta*) из дальневосточных морей России // Альгология. 2003. Т. 13. № 4. С. 411—416.

Орлова Т. Ю., Селина М. С., Шевченко О. Г. Морфология цист и вегетативных клеток *Gyrodinium instriatum* (*Dinophyta*) — нового вида динофлагеллат для морей России // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 2. С. 138—140.

Селина М.С., Морозова Т. В. Первые находки динофлагеллат *Alexandrium margalefi* Balech, 1994 и *Alexandrium tamutum* Montresor, Beran et John, 2004 в дальневосточных морях России // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 3. С. 213—217.

Gomez F., Boicenco L. An annotated checklist of dinoflagellates in the Black Sea // Hydrobiologia. 2004. Vol. 517. P. 43—59.

Hernández-Becerril D. U. Observaciones de algunos dinoflagelados (*Dinophyceae*) del Pacifico mexicano con microscopious fotonico y electronico de barrido // Inv. Pesg. 1988. Vol. 52. N 4. P. 517—531.

Honsell G., Cabrini M. Scrippsiella spinifera sp. nov. (Pyrrophyta): a new dinoflagellate from the Northern Adriatic Sea // Bot. Mar. 1991. Vol. 34. P. 161—175.

Horiguchi T., Pienaar R. N. A redescription of the tidal pool dinoflagellate *Peridinium gregarium* based on reexamination of the type material // Br. Phycology. 1988. Vol. 23. P. 33—39.

Inoue H., Fukuyo Y., Nimura Y. Feeding behavior of dinoflagellate, *Oxyphysis oxytoxoides* on ciliates // Bull. Plankton Soc. Jpn. 1993. Vol. 40. P. 9—17.

Kobayashi S. First record of cysts of *Scrippsiella spinifera* Honsell et Cabrini (*Dinophyceae*) // Bull. Plankton Soc. Jpn. 1995. Vol. 42. N 1. P. 75—79.

Kofoid C. A. On *Oxyphysis oxytoxoides* gen. sp. nov. A dinofisoid dinoflagellate convergent toward the peridinioid type // Univ. Calif. Publ. Zool. 1926. Vol. 28. N 10. P. 203—216.

Orlova T. Yu., Morozova T. V., Gribble K. E. et al. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from the east coast of Russia // Bot. Mar. 2004. Vol. 47. N 3. P. 184—201.

Sournia A. Atlas du phytoplancton marin. Vol. I. Paris, 1986. 219 p.

Steidinger K. A., Tangen K. Dinoflagellates // Identifying marine diatoms and dinoflagellates / Ed. C. R. Tomas. San Diego, 1996. P. 387—584.

Tai L. S., Skogsberg T. Studies on the Dinophysoidae, marine armored dinoflagellates, of Monterey Bay, California // Arch. Protistenk. 1934. Vol. 82. N 3. P. 380—482.

SUMMARY

The dinoflagellates *Oxyphysis oxytoxoides* Kofoid and *Scrippsiella spinifera* Honsell et Cabrini were found in Peter the Great Bay (Sea of Japan). This is the first record of these species in the Russian sea waters. Morphological and ecological features as well as geographic distribution of the species are described.

УДК 582.26 (571.64) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© Т. А. Гребенникова

ФЛОРА *BACILLARIOPHYTA* РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ СРЕДНИХ И СЕВЕРНЫХ КУРИЛ

T. A. GREBENNIKOVA. FLORA OF *BACILLARIOPHYTA* OF POLYTYPIC WATERBODIES OF MIDDLE AND NORTHERN KURILE ISLANDS

Тихоокеанский институт географии ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Радио,7
Факс (4232) 31-21-59
E-mail: nadyar@tig.dvo.ru
Поступила 16.01.2008
Окончательный вариант получен 30.04.2008

Проведен анализ флоры *Bacillariophyta* пресных водоемов (озера, ручьи, гидротермальные источники) островов Средних (Кетой, Расшуа) и Северных (Шиашкотан, Харимкотан, Онекотан, Симушир, Матуа) Курил. В изученных водоемах выявлено 226 видов, разновидностей и форм диатомовых. Рассмотрены особенности формирования сообществ диатомовых в разнотипных водоемах и показано, что обилие, видовой состав и экологическая структура комплексов связаны, прежде всего, с локаль-

ными условиями водоемов, отличающихся по строению, глубине, минерализации, щелочности и температуре вод.

Ключевые слова: *Bacillariophyta,* видовой состав, озера, ручьи, термальные источники, Курильские острова.

Большие и малые озера разного типа и происхождения, реки, ручьи и гидротермальные источники широко распространены на островах Курильской дуги. Многие водоемы обладают своеобразными гидродинамическими, гидрохимическими и термическими условиями и в некоторых случаях являются экстремальными для развития сообществ микроорганизмов, поскольку располагаются в зоне активного вулканизма. Это во многом определяет видовой состав и экологическую структуру сообществ диатомовых. Диатомовые пресных водоемов Курильского региона мало изучены. К настоящему времени имеются немногочисленные работы (Баринова и др., 2000; Nikulina, 2000; Никулина, 2002), в которых приведены таксономические списки диатомовых водорослей, встреченных в разнотипных водоемах Курильских островов.

Целью данной работы является выяснение особенностей эколого-таксономического состава диатомовой флоры пресных водоемов различного типа (барьерных, старичных, кальдерных озер, термальных источников, ручьев) Средних и Северных Курил, определение специфики формирования диатомовых комплексов в зонах развития активного вулканизма в зависимости от условий среды обитания, таких как глубина водоема, минерализация и pH воды.

Материал и методика

Материал для работы был собран в 29 пресных водоемах различного типа и происхождения во время экспедиционных работ 2006—2007 гг. на островах Симушир, Кетой, Расшуа, Матуа (Средние Курилы) и Харимкотан, Шиашкотан, Онекотан (Северные Курилы) (рис. 1). Диатомовые изучены в 5 кальдерных озерах, 11 маленьких, мелководных озерах, расположенных в прибрежной части островов и на высоких плато, 8 искусственных озерках, 3 ручьях и 2 гидротермальных источниках.

Для крупных кальдерных озер характерно отсутствие сублиторали и большие глубины. Оз. Малахитовое (точка наблюдения, т. н., 4306) образовалось в плейстоцене в кальдере центральной части острова Кетой (Горшков, 1967). Озеро находится на высоте 822 м, глубина составляет 110 м, температура воды в момент отбора пробы, по данным А. Б. Белоусова, была 3 °С (Левин и др., 2007). Берега по обрамлению высокие, много снежников. Оз. Кольцевое (т. н. 9806) расположено на о-ве Онекотан на высоте 400 м над уровнем моря, имеет обрывистые берега, глубина, по данным А. Б. Белоусова, достигает более 264 м, ширина — до 1 км, температура воды 4 °С (Левин и др., 2007). Озеро образовалось около 7.5 тыс. лет назад в кальдере вулкана Тао-Русыр (Апродов, 1982) и имеет кольцеобразную форму диаметром 7 км, в центре расположен вулкан Креницына (Горшков, 1967). Оз. Бирюзовое (т. н. 11 807) расположено в кальдере вулкана Заварицкого (о-в Симушир) на высоте более 600 м, имеет длину до 2.4 км, ширину до 1.6 км (Горшков, 1967) и образовалось в голоцене (Апродов,1982). Глубина озера, по данным Р. В. Жаркова и Д. Н. Козлова, составляет 85 м, температура воды летом 14 °С. В древней кальдере в центральной части о-ва Расшуа расположены мелководные, до 0.5 км в диам. озера Тихое (т. н. 7206) и Белое (т. н. 7106). Берега оз. Тихое сильно заболочены, присутствует водная растительность, оз. Белое имеет узкий пляж. Дно озер покрыто

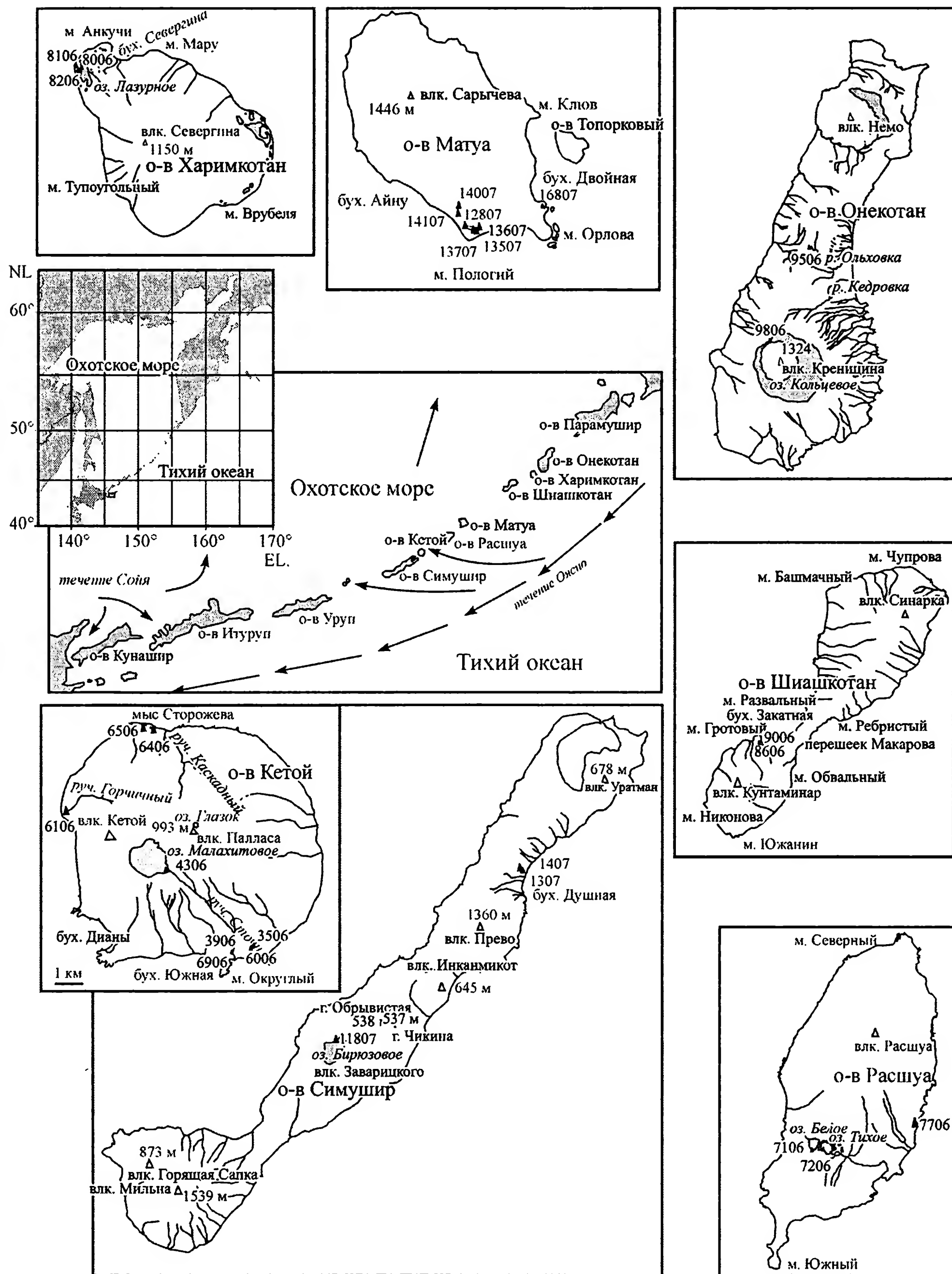


Рис. 1. Схема расположения исследованных водоемов.

о пемзовым песком, вероятно, являющимся переработанной тефрой, образованной во время последних извержений вулкана Расшуа, произошедших в 1946 и 1957 гг. (Курильские.., 2004).

Малые озера, не имеющие названий, встречаются в прибрежной зоне практически всех островов и на высоких заболоченных плато. Часть прибрежных озер образовалась на участках развития крупных обвалов, наиболее крупным является оз. Лазурное (т. н. 8006), которое находится на северо-западном побережье о-ва Харимкотана и имеет глубину 8—9 м. Часть озер являются барьерными, образовались в среднем-позднем голоцене, имеют глубину до 1.5 м и диаметр не более 10 м.

Искусственные озерки расположены на о-ве Матуа. Самое большое из них (т. н. 12 807) образовалось в долине реки после прокладки дороги в районе бухты Айну в 300 м от берега моря, его длина составляет 150 м, берега заболочены. Остальные озерки (до 8—12 м в диам. и глубиной до 2 м) образованы воронками от взрывов авиабомб в 1945 г., расположенными на разном удалении от берега моря, многие из них имеют водную растительность, часть является временными и пересыхает.

На о-ве Кетой диатомовые изучены в ручье Сточном (т. н. 3906), небольшом, но очень бурном и холодном, вытекающем из оз. Малахитовое; руч. Горчичном (т. н. 6106), стекающем с вулкана Кетой, в его долине находится множество фумарол, и небольшом ручье (т. н. 6906), впадающем в бухту Южную. В верхних частях ручьев даже в летнее время сохраняются снежники. Горячий термальный источник «Ванны Сноу» (т. н. 7706) с температурой воды до 29 °С (Левин и др., 2007) расположен на тихоокеанском побережье о-ва Расшуа. Второй источник (т. н. 9006) с температурой воды до 60 °С находится на бенче охотоморской стороны Макаровского перешейка о-ва Шиашкотан.

Техническая обработка проб и приготовление постоянных препаратов выполнены по общепринятой методике (Диатомовый.., 1949). Видовое определение и подсчет створок (до 200—250) проводились в световом микроскопе «Axioskop-Karl-Zeiss» с увеличением до 1200. В пробах с низким содержанием диатомовых просматривалась вся площадь препарата. Таксономический состав диатомовых определяли с использованием литературных источников отечественных и зарубежных авторов (Диатомовый.., 1949? 1950; Диатомовые.., 1988, 1992; Krammer, Lange-Bertalott, 1986, 1991; Лосева, 1992, 2000). Для оценки основных экологических параметров водной среды были выделены группы видов по их признакам: таким, как местообитание, распространение, галобность, отношение к активной реакции воды и сапробность. Данные по экологическим характеристикам отдельных видов диатомовых взяты из работ (Hustedt, 1938—1939, 1957; De Wolf, 1982; Лосева, 1982, 2000; Давыдова, 1985; Баринова и др., 2000; Харитонов, 2001, 2005а — в). Выявление роли отдельных видов и состава доминирующих комплексов проводилось по методике, предложенной Н. Н. Давыдовой (1985).

Результаты и обсуждение

В обследованных пресных водоемах обнаружено 226 видов, внутривидовых разновидностей и форм диатомовых из 50 родов. Наибольшей видовой насыщенностью обладают роды *Eunotia* (20), *Achnanthes sensu stricto* (20), *Cymbella* (19), *Navicula* s. str. (18), *Nitzschia* (15), *Fragilaria* s. str. (15), *Gomphonema* (12), *Pinnularia* (14), *Aulacoseira* (6). Остальные роды включают 2—5 форм. В водоемах, расположенных в зоне влияния моря, встречены морские неритические (2 таксона), суб-

литоральные (6 таксонов) и фрагменты створок видов *Coscinodiscus*, поступающие со штормовыми заплесками морской воды.

Кальдерные озера. В фитопланктоне крупных кальдерных озер обнаружено 57 видов, разновидностей и форм диатомовых: в оз. Малахитовое — 33, в оз. Кольцевое — 15 и в оз. Бирюзовое — 20 форм. По числу видов преобладает группа обрастаний, меньшим числом таксонов представлены бентосные, еще меньше планктонных, преимущественно случайно планктонных (3—4 таксона форм), однако эта группа дает наибольшую концентрацию створок (рис. 2). Одной из основных причин низкого развития бентосных форм служат природные особенности озер: кру-

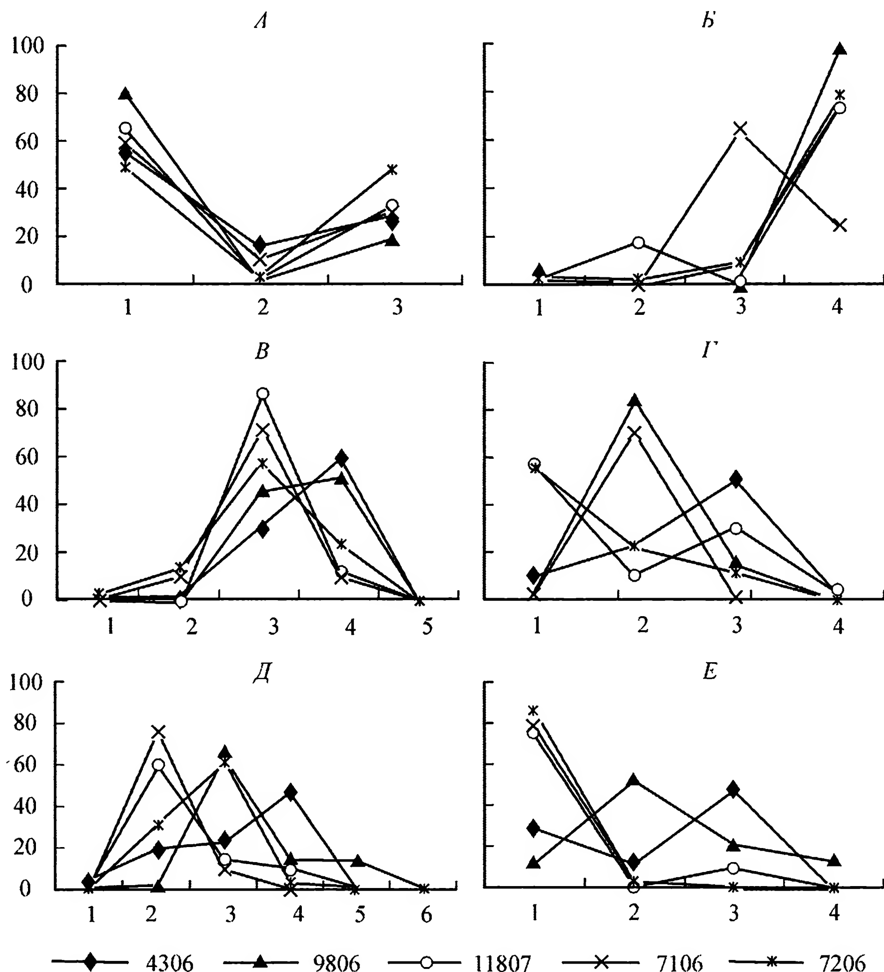


Рис. 2. Экологическая структура диатомовых в кальдерных озерах.

А — соотношение диатомовых по местообитанию: 1 — планктон, 2 — бентос, 3 — обрастания. *Б* — соотношение диатомовых по распространению: 1 — арктические, 2 — арктобореальные, 3 — бореальные, 4 — космополиты. *В* — соотношение диатомовых по отношению к pH среды: 1 — ацидобионты, 2 — ацидофилы, 3 — циркумнейтральные, 4 — алкалифилы, 5 — алкалибионты. *Г* — соотношение диатомовых по отношению к минерализации: 1 — галофобы, 2 — индифференты, 3 — галофилы, 4 — мезогалобы. *Д* — соотношение диатомовых по отношению к содержанию органических веществ в воде: 1 — ксеносапробионты, 2 — олигосапробионты, 3 — β-мезосапробионты, 4 — α-мезосапробионты, 5 — α-мезо-полисапробионты, 6 — полисапробионты. *Е* — соотношение диатомовых по отношению к содержанию кислорода в воде: 1 — содержание кислорода около 100 %, 2 — выше 75 %, 3 — выше 50 %, 4 — выше 30 %. По оси ординат: доля, %.

тые берега, узкая сублиторальная зона и большие глубины, что является существенным препятствием для развития видов обрастаний и особенно обитателей дна, дающих, как правило, высокое видовое разнообразие и концентрацию створок.

В состав доминирующих комплексов входят 10 видов, из которых только *Diatoma tenue* Ag. является общим для всех трех акваторий. В оз. Малахитовое доминирует *D. tenue,* субдоминантом является *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. Участие других видов менее значимо, из них наиболее обильны *Achnanthidium minutissimim* (Kütz.) Czarn., *Cymbella tumidula* Grun. ex A. S., *Achnanthes flexella* (Kütz.) Brun. var. *flexella, Brachysira vitrea* (Grun.) Ross. В двух других озерах список диатомовых, составляющих ядро комплексов, более широк и включает не только планктонные формы, но и представителей прибрежных мелководий. В оз. Кольцевом доминирующий комплекс включает *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., *Diatoma tenue, Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Asterionella formosa* Hass. и *Staurosira venter* (Ehr.) Cl. et Möll., а в оз. Бирюзовом — *Fragilaria nanana* L.-B., *F. gracilis* Østr., *F. rumpens* (Kütz.) Carlson, *D. tenue* и *Hannaea arcus* var. *linearis* f. *recta* (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.

Бóльшая часть встреченных диатомовых характеризуется как космополиты, холодноводные арктические виды, такие как *Hannaea arcus* var. *linearis* f. *recta*, *Diatoma hiemalis* (Roth) Heib., *D. mesodon* (Ehr.) Kütz. присутствуют только в оз. Бирюзовом. Для самого древнего оз. Малахитового характерны наиболее высокие показатели активной реакции среды и минерализации. В составе диатомовых здесь преобладают алкалифилы (до 60 %), а по отношению к солености из 85 % таксонов с известной экологией 50 % составляют галофилы. В оз. Кольцевом величина pH близка к нейтральной или слегка щелочной, в составе диатомовых почти равные доли составляют алкалифилы и циркумнейтральные (51.6 и 46 % соответственно). Для этого водоема характерна и более низкая степень минерализации, о чем свидетельствует широкое распространение индифферентов (83.2 %). Еще более низкие показатели активной реакции среды и минерализации присущи оз. Бирюзовому. В его водах обнаружено абсолютное доминирование циркумнейтральных (86.5 %) и существенное количество галофобов (55.5 %). Ацидофилы не характерны для этих озер, их содержание не превышает 1—3 % от общего количества диатомовых. Виды-индикаторы органического загрязнения в озерах составляют 86—93 % от общего количества встреченных таксонов. Наиболее чистыми и хорошо аэрируемыми водами обладает оз. Бирюзовое. Здесь существенно преобладают олигосапробионты (58.5 %) и виды, которым необходимо 100%-я насыщенность кислородом. Высокий уровень трофности отмечен в оз. Малахитовом, где ведущее положение занимают α-мезосапробионты, к числу которых относится и доминирующий *Diatoma tenue*. В этом озере обнаружено и самое высокое число таксонов диатомовых, способных переносить 50%-ю насыщенность воды кислородом. Неоднозначен состав видов-индикаторов органического загрязнения в оз. Кольцевом. Здесь существенно преобладают β-мезосапробионты (63.3 %) — индикаторы относительно чистых вод, но высоко содержание представителей α-мезо- и α-мезо-полисапробионтов (14.8 и 19.1 % соответственно), в число которых входит и массовый *Stephanodiscus hantzschii,* обычно развивающийся в озерах, испытывающих сильное эвтрофирование (Давыдова, 1985; Трифонова и др., 2003). Общая экологическая ситуация в этом озере, по видимому, в большой степени обусловлена его необычной (кольцеобразной) формой с крутыми берегами и высоким стратовулканом в центре, что определяет разный прогрев воды отдельных частей озера, разное ветровое воздействие, вызывающих формирование неоднородных водных масс в вегетационный период.

Для озер Белое и Тихое характерно низкое видовое разнообразие (35 форм). Анализ экологической структуры диатомовых комплексов показал их высокое сходство с комплексами в крупных озерах. Однако здесь заметную роль приобретают виды обрастаний, что обусловлено меньшей глубиной водоемов и наличием более обширной сублиторальной зоны (рис. 2). Наибольшим числом видов (4—5) представлены роды *Fragilaria, Achnanthes, Cymbella, Eunotia.* Несмотря на относительно богатый состав бентосных видов, по обилию створок доминируют случайно планктонные виды. Одной из причин незначительного участия бентосных видов в составе комплексов может быть то, что диатомовые этой группы в меньшем количестве попали в планктонные сборы. Нельзя исключить и то, что сублиторальная зона озер сложена слабо заиленным пемзовым песком, и активное перемывание его неблагоприятно для развития донной флоры. В число массовых видов вошли случайно планктонные *Aulacoseira distans* (Ehr.) Sim. var. *distans, Tabellaria flocculosa,* из бентосных видов для обоих озер характерны *Achnanthes chlidanos* Hohn et Hellerman, *A. subatomoides* (Hust.) L.-B. et Archibald. В более мелководном оз. Тихом широко распространены *Staurosira subsalina* (Hust.) L.-B., *S. venter* и отмечен широкий спектр видов рода *Eunotia* (*E. paludosa* Grun., *E. exigua* (Breb.) Rabenh., *E. muscicola* var. *tridentula* Nörpel et L.-B.). По температурному режиму наиболее холодноводным оказалось более глубокое оз. Белое, воды которого, очевидно, хорошо перемешиваются и слабо прогреваются. Большинство встреченных здесь таксонов характеризуются как бореальные, тогда как в оз. Тихом преобладают космополиты. Оз. Белое обладает более высокой степенью минерализации, в нем преобладают индифференты, а в оз. Тихом более половины всех найденных таксонов составляют галофобы, характерные для вод с низкой минерализацией и пониженными показаниями pH среды. Оба озера имеют невысокую биогенную нагрузку и находятся в олиго-β-мезосапробной стадии развития.

Малые озера. Численность диатомовых в мелководных и небольших по площади водного зеркала озерах намного превосходит этот показатель в кальдерных озерах. Это связано с тем, что бóльшая часть их, как правило, обильно зарастает водной растительностью, на которой развивается богатый микрофитобентос. Наибольшая численность (1843 млн створок на литр воды) отмечена в озере (т. н. 6406), расположенном в северо-западной части о-ва Кетой на участке обвала в зоне выходов гидротермальных вод. Высокую концентрацию здесь дают колониальные, мелкоразмерные виды *Staurosira*, которые при оптимальном содержании биогенных элементов и, в первую очередь фосфора, обладают очень высокой продуктивностью (Гутельмахер, 1986; Трифонова, 1990; Трифонова и др., 2003).

Общий список диатомовых в малых озерах насчитывает 138 форм. Наиболее высокой насыщенностью видами обладают роды *Cymbella* (14), *Navicula* (12), *Fragilaria* (10), *Nitzschia* (9), роды *Eunotia, Pinnularia, Gomphonema, Achnanthes* включают по 6—8 форм. Массовыми являются диатомовые обрастаний (рис. 3). Несмотря на малые глубины, бентосные виды здесь мало распространены. Их развитие, возможно, ограничено обилием водной растительности и часто низкой прозрачностью воды. Планктонные диатомовые также не характерны для данных водоемов. Исключение составляют озеро-старица (т. н. 8606, о-в Шиашкотан) и небольшие водоемы, расположенные в понижениях на болотах (т. н. 9506, о-в Онекотан, т. н. 6006, о-в Кетой) и между береговыми валами (т. н. 1307, 1407, о-в Симушир), где наряду с обилием микрофитобентоса существенную долю в разных водоемах имеют случайно планктонные *Aulacoseira pfaffiana* (Reinsch) Kram., *A. distans* var. *distans, Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata* (Lyngb.) Kütz.

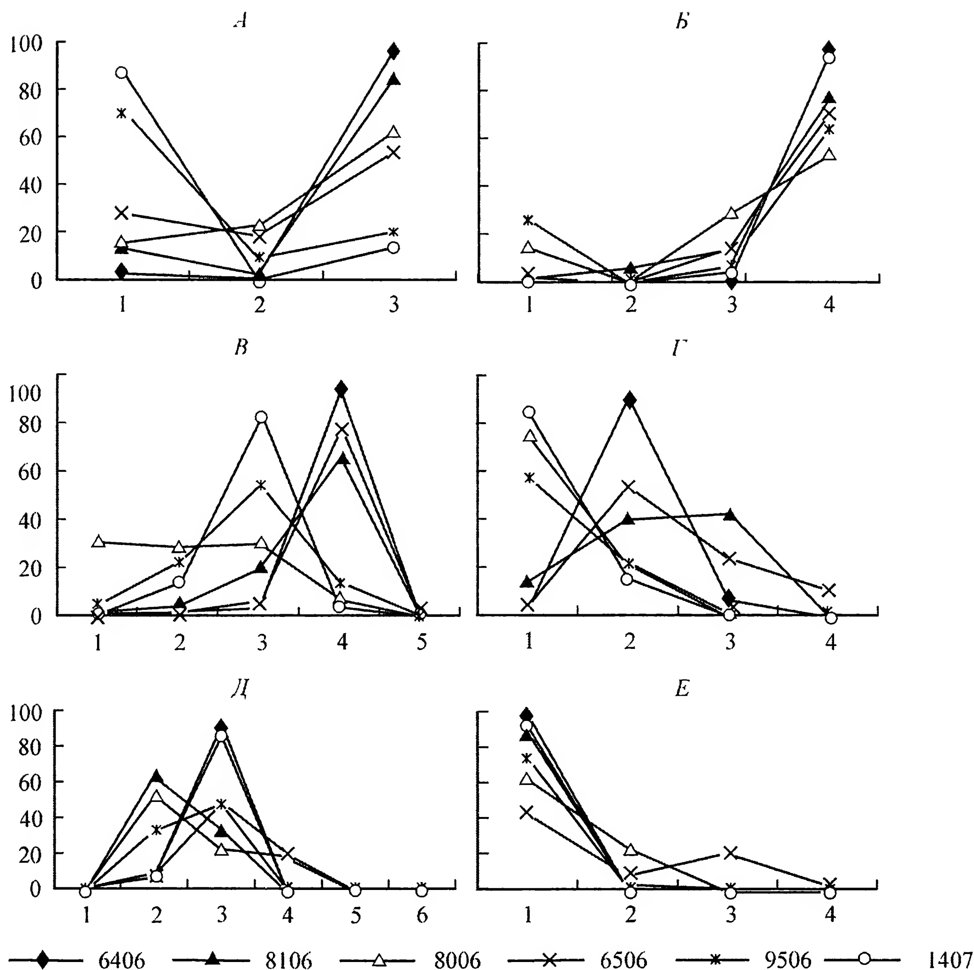


Рис. 3. Экологическая структура диатомовых в малых озерах.
Условные обозначения те же, что на рис. 2.

Видовой состав и экологическая структура комплексов диатомовых в озерах этого типа во многом определяются степенью заболачивания. Слабо заболоченные озера характеризуются довольно высоким видовым обилием (до 56 таксонов). В структуре комплексов существенно преобладают диатомовые из группы алкалифилов (до 80 %), обитающие в водах с повышенными показателями активной реакции среды. Ацидофилы не характерны для этих водоемов, их содержание не превышает 5 %. Доминирующие комплексы чаще всего включают *Staurosira venter*, *Staurosirella pinnata* (Ehr.) Will. et Round var. *pinnata*, *Achnanthes exigua* Grun. var. *exigua*, *Cymbella microcephala* Grun. По отношению к минерализации здесь преобладают диатомовые группы индифферентов (50—90 %), а видами-индикаторами сапробности являются β-мезосапробионты.

Для заболоченных озер характерно низкое видовое разнообразие (21—24 таксона), что является отличительной чертой водоемов с низкими показателями pH среды (Трифонова, 1990; Корнева, 1994; Никулина, 1997). Для диатомовых комплексов таких озер свойственно увеличение числа маловидовых родов, что хорошо просле-

живается по показателям родового коэффициента. Если в малых, не подверженных заболачиванию, водоемах родовой коэффициент составляет 3.1, то в заболоченных озерах снижается до 2. Низкие показатели pH среды и минерализации вод в полной мере отразились на видовом составе диатомовых. В озерах с глубинами до 1—1.5 м диатомовые представлены в основном видами *Eunotia* и *Pinnularia,* массовыми среди которых являются *E. paludosa, E. sudetica* O. Müll., *E. praerupta* Ehr., *E. exigua*, *P. interrupta* W. Sm. Структура диатомовых комплексов в более глубоких озерах с заболоченной прибрежной зоной более сложная. В сублиторальной зоне оз. Лазурное наряду с высоким обилием видов *Eunotia* широкое развитие получили *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (Rab.) D. T., *Pinnularia intermedia* Lagerst., *Achnanthes subatomoides*, *Achnanthidium minutissimum*, присутствуют *Cymbella gracilis* (Ehr.) Kütz., *Gomphonema acuminatum* Ehr., *G. trunctatum* Ehr., а также высоко участие случайно планктонных *Tabellaria flocculosa*, *Aulacoseira pfaffiana.* По отношению к минерализации и активной реакции среды в заболоченных озерах значительно преобладают галофобы и ацидофилы. Индикаторами сапробности являются β-мезосапробионты, достаточно широко представлены и олигосапробионты.

Искусственные водоемы. Диатомовая флора довольно разнообразна и включает 118 таксонов из 34 родов. Наиболее представительны по числу видов роды *Pinnularia* (12), *Eunotia* (10), *Cymbella* (10), *Nitzschia* (9), роды *Fragilaria, Gomphonema* и *Navicula* включают по 7 таксонов. Из центрических встречены *Aulacoseira distans* var. *distans* и *A. alpigena* (Grun.) Kram. Специфичность диатомовой флоры этих водоемов, образовавшихся недавно и часто пересыхающих, заключается в том, что подавляющее большинство видов встречены единично, их численность не превышает 1—2 % от общей численности диатомовых. Только 10 видов вошли в число массовых, которые формируют доминирующие комплексы. Наиболее часто в качестве доминирующих встречаются *Staurosira venter* (в 7 озерах), *Fragilaria gracilis* (в 2) и *Tabellaria flocculosa* (в 3 водоемах). В число доминирующих только в одном озере видов вошли *Diatoma tenue*, *Nitzschia nana* Grun., *N. palea* (Kütz.) W. Sm., *Navicula leptostriata* Jørg., *Craticula halophila* (Grun.) De Mann, *Eunotia muscicola* var. *tridentula* и *Tabularia tabulata* (Ag.) Snoeijs. Список массовых диатомовых, составляющих ядро комплексов в этих озерах, показывает широкое распространение не только видов фитобентоса и обрастаний, но и случайно планктонных (рис. 4). Причем обилие случайно планктонных отмечено в озерах, расположенных в долине ручьев и, очевидно, испытывающих их периодическое влияние.

Характерным для этого типа озер является слабое проявление процессов заболачивания. По отношению к активной реакции среды и солености в озерах преобладают пресноводные диатомовые, в основном индифференты, обитающие в щелочных водах. Низкие показатели pH и минерализации воды обнаружены в одном озерке (т. н. 13 607), где доминантами в комплексе являются ацидофильные виды *Navicula leptostriata* и *Eunotia muscicola* var. *tridentula.* Следует отметить, что практически во всех озерках, расположенных даже на значительном удалении (до 300 м) от берега моря, отмечены морские виды *Cocconeis scutellum* Ehr., *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* (Kütz.) Cl., *Actinocyclus octonarius* Ralfs, споры видов *Chaetoceros.* Это связано с тем, что эти водоемы находились в зоне затопления цунами, вызванного Симуширским землетрясением 15 ноября 2006 г., высота заплесков которого на о-ве Матуа достигала 20 м (Левин и др., 2008). Однако существенного влияния на экологическую структуру комплексов диатомовых цунами не оказало. Только в двух озерах, одно из которых (т. н. 12 807) расположено в 50 м от берега моря, а второе (т. н. 16 807) в 300 м, в массе обнаружены *Tabularia tabulata* и *Craticula halophila*, указывающие на повышенную минерализацию вод.

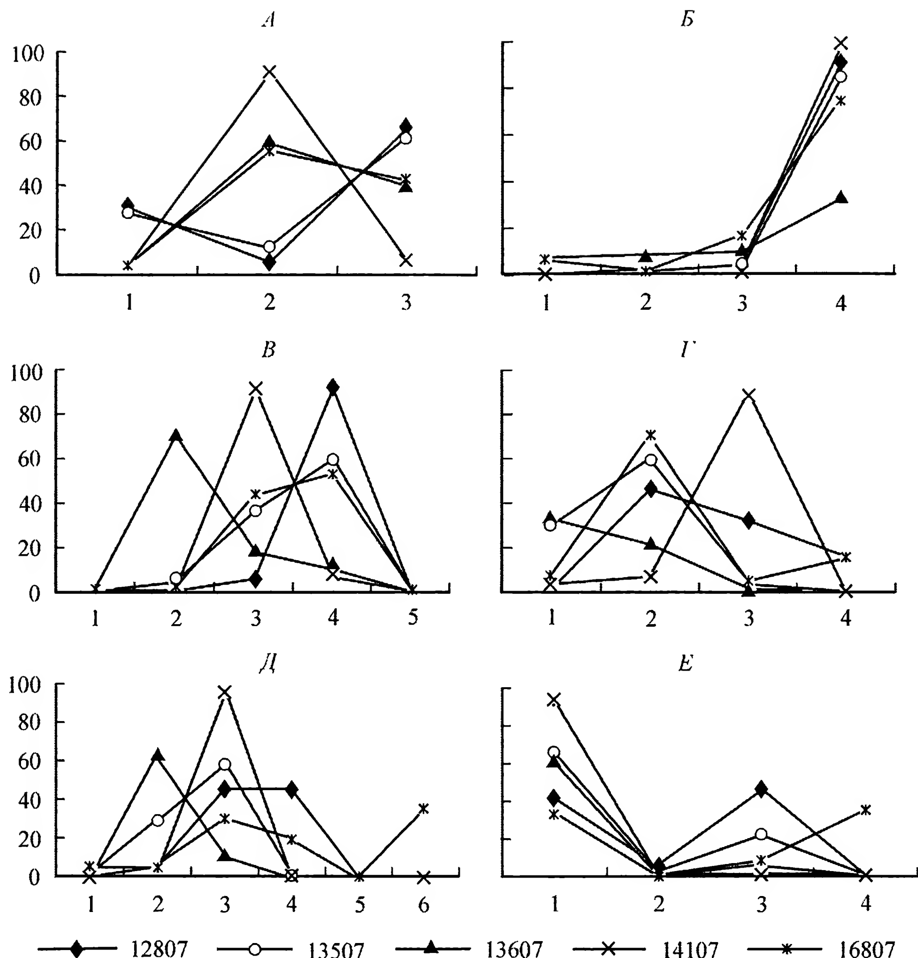


Рис. 4. Экологическая структура диатомовых в искусственных озерах.
Условные обозначения те же, что на рис. 2.

Виды-индикаторы органического загрязнения в водоемах составляют 76—95 % от общего числа таксонов. Большинство из них олигосапробионты и β-мезосапробионты. Повышенную биогенную нагрузку имеют озера, расположенные вблизи дороги, где в числе доминирующих обнаружены α-мезосапробионт *Diatoma tenue* и полисапробионт *Nitzschia palea*.

Ручьи и термальные источники. Для изученных ручьев характерна низкая численность диатомовых. Таксономический список насчитывает 45 форм, принадлежащих 25 родам. Наиболее представительны по количеству видов (3—4 формы) роды *Cymbella, Gomphonema, Achnanthes, Diatoma, Navicula* и *Nitzschia*. В составе диатомовых преобладают космополиты, среди которых высокой численности достигают *Staurosira venter, Planothidium lanceolatum* (Bréb.) Round et Bukht., *Cymbella silesiaca* Bleisch. Отмечен и значительный вклад стенотермных холодолюбивых диатомовых, приуроченных к водоемам северных и горных областей (*Diatoma mesodon, Cymbella gracilis* (Ehr.) Kütz.). В ручье Сточном, вытекающем из оз. Малахитового, выявлена высокая преемственность озерной флоры: из 16 встреченных таксонов половина являются общими для обоих водоемов. Среди видов, характерных

только для ручья, отмечены *Diatoma mesodon, Surirella brebissonii* Kram. et L.-B., *Frustulia vulgaris* (Thw.) D. T. и *Nitzschia palea*. По отношению к минерализации и активной реакции воды в ручьях преобладают в основном индифференты и виды, обитающие в слабо щелочной среде. Воды ручьев отличаются высокой чистотой, более половины встреченных таксонов относятся к группе β-мезосапробионтов, велико число ксеносапробионтов.

Своеобразные комплексы диатомовых выявлены в горячих термальных источниках. Оба источника расположены в зоне влияния моря, в составе диатомовых обнаружены морские виды *Cocconeis scutellum, Paralia sulcata* (Ehr.) Kütz. и фрагменты створок видов *Coscinodiscus*. Общим для источников является низкое (6—7) видовое разнообразие. Вместе с тем видовой состав и экологическая структура комплексов имеют существенные отличия, обусловленные разным гидрохимическим составом вод гидротерм. В источнике «Ванны Сноу» обнаружено 6 таксонов диатомовых: 4 формы из группы обрастаний и 2 бентосных. Концентрация створок довольно высока (до 270 створок в 1 ряду на стекле препарата). Ведущее положение занимают виды, характерные для кислых слабо минерализованных вод: *Eunotia exigua*, *E. praerupta* и *Nitzschia paleaeformis* Hust. В более горячем источнике о. Шиашкотан встречено 7 таксонов диатомовых, их численность в воде значительно ниже (до 50 створок в 1 ряду на стекле препарата). В число доминирующих входят виды, характерные для вод с нейтральной реакцией среды и соленостью, близкой к морской (*Navicula salinarum* Grun., *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag. и *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz.). Объединяет эти два источника присутствие видов, отражающих пониженное содержание растворенного кислорода в воде.

Выводы

Проведенный анализ показывает, что обилие, видовой состав и экологическая структура комплексов диатомовых пресных водоемов Средних и Северных Курил связаны, прежде всего, с локальными условиями в водоемах с разной глубиной, минерализацией и щелочностью.

Своеобразие диатомовых комплексов крупных кальдерных озер определяется, в первую очередь, строением озерной котловины и режимом динамики вод. Для этого типа озер характерно низкое обилие диатомовых. Показатели активной реакции среды, минерализации и уровня трофности повышаются от молодых озер к более древним.

Высокое обилие диатомовых свойственно мелководным слабо заболоченным, заросшим водной растительностью озерам. Наиболее благоприятные условия для развития диатомовых имеются в водоемах, в которые поступают воды термальных источников, богатые микроэлементами. Не исключено, что в таких водоемах есть предпосылки к формированию диатомовых илов.

Менее благоприятными условиями обитания обладают горячие термальные источники и сильно заболоченные водоемы с низкими показателями минерализации и pH, что приводит к значительному обеднению видового состава диатомовых и упрощению экологической структуры комплексов.

Особое внимание заслуживают водоемы, расположенные в зоне влияния моря. Периодические заплески морской воды во время сильных штормов и цунами в прибрежные пресноводные водоемы к коренной перестройке диатомовой флоры не приводят, диатомовые комплексы в большинстве таких водоемов практически полностью представлены видами-олигогалобами.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность сотрудникам ТИГ ДВО РАН Н. Г. Разжигаевой, Л. А. Ганзей, К. С. Ганзей, А. К. Клитину за отбор и предоставление проб микрофитопланктона из водоемов труднодоступных Курильских островов, а также сотрудникам ИМГиГ ДВО РАН А. Б. Белоусову, Р. В. Жаркову и Д. Н. Козлову за предоставленные данные по лимнологическим характеристикам некоторых водных объектов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-05-64063). Экспедиционные работы выполнены по гранту NSF ARC-0508109 (руководитель Бен Фитцхью) и Российского фонда фундаментальных исследований (№ 06-05-79033, 07-05-10040).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Апродов В. А. Вулканы. М., 1982. 367 с.

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Водоросли — индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Горшков Г. С. Вулканизм Курильской островной дуги. М., 1967. 287 с.

Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л., 1986. 155 с.

Давыдова И. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР: (ископаемые и современные). Т. II / Отв. ред. И. В. Макарова. Вып. 1. Л., 1988. 116 с.; Вып. 2. СПб., 1992. 125 с.

Диатомовый анализ / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1949. Кн. 2. 238 с.; 1950. Кн. 3. 398 с.

Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. СПб., 1994. С. 65—98.

Курильские острова (природа, геология, землетрясения, вулканы, история, экономика). Южно-Сахалинск, 2004. 227 с.

Левин Б. В., Фитцхью Б., Бурджуа Д. и др. Комплексная экспедиция на Курильские острова в 2006 г. (I этап) // Вестн. ДВО РАН. 2007. № 1. С. 144—148.

Левин Б. В., Кайстренко В. М., Рыбин А. В. и др. Проявление цунами 15.11.2006 г. на центральных Курильских островах и результаты моделирования высот заплесков // ДАН. 2008. Т. 419. № 1. С. 118—122.

Лосева Э. И. Атлас позднеплейстоценовых диатомей Прикамья. Л., 1982. 204 с.

Лосева Э. И. Атлас морских плейстоценовых диатомей Европейского Северо-Востока СССР. СПб., 1992. 272 с.

Лосева Э. И. Атлас пресноводных плейстоценовых диатомей европейского Северо-Востока. СПб., 2000. 211 с.

Никулина В. Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодно-ацидных и гумифицированных озер Южной Карелии // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Тр. ЗИН РАН. СПб., 1997. Т. 272. С. 29—47.

Никулина Т. В. Пресноводные водоросли // Растительный и животный мир Курильских островов (Материалы Международного Курильского проекта). Владивосток, 2002. С. 23—34.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Трифонова И. С., Генкал С. И., Павлова О. А. Состав и сукцессии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) в планктоне городских водоемов Санкт-Петербурга // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 42—52.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Achnanthaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Берингии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 53—61.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Eunotiaceae* (*Bacillariophyta*) в пресных водоемах Беренгии // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 2. С. 165—182.

Харитонов В. Г. Представители *Centrales* (*Bacillariophyta*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005 б. Т. 90. № 3. С. 336—350.

Харитонов В. Г. Представители семейства *Fragilariaceae* (*Bacillariophyta*) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005 в. Т. 90. № 11. С. 1693—1710.

De Wolf H. Method of coding of ecological data from diatoms for computer utilization // Meted. Rijiks Geol. Dinst. 1982. Vol. 36 (2). P. 95—110.

Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Java, Bali und Sumatra // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1938—1939. Vol. 15. S. 131—177, 187—295, 393—506, 638—790; Vol. 16. S. 1—155, 274—394.

Hustedt F. Die Diatomeenflora des Flüßsystems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen // Abhandl. Naturw. Ver. Bremen. 1957. Vol. 34. S. 181—440.

Krammer K., Lange-Bertalott H. Bacillariophyceae. Teil 1: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1986. Bd 2/1. 875 S.

Krammer K., Lange-Bertalott H. Bacillariophyceae. Teil 3: *Centrales; Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, Jena, 1991. Bd 2/3. 556 S.

Nikulina T. V. Freshwater diatom flora of four Islands of Kurile Archipelago // Abstracts 16th International Diatom Symposium, 25 August—1 September 2000. Athens, 2000. P. 101.

SUMMARY

Diatom floras were studied in fresh waterbodies on two islands of Middle Kuriles (Ketoi, Rasshua) and on five islands of Northern Kuriles (Shiashkotan, Kharimkotan, Onekotan, Simushir and Matua). 226 diatom taxa have been revealed. The diatoms abundance, species composition and ecological structure of complexes depend on local conditions of the waterbodies.

УДК 582.29 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© Н. В. Малышева

ЛИХЕНОФЛОРА ПАВЛОВСКОГО ПАРКА И ЕЕ ИЗМЕНЕНИЕ ЗА 200 ЛЕТ

N. V. MALYSHEVA. LICHEN FLORA OF THE PAVLOVSK PARK AND ITS CHANGES OVER 200 YEARS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Лаборатория географии и картографии растительности
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: natali_malysh@mail.ru
Поступила 27. 09. 2008

Рассмотрено современное состояние лихенофлоры государственного музея-заповедника Павловского парка (С.-Петербург), являющегося одновременно и памятником ландшафтной архитектуры, и особо охраняемой территорией. За весь период существования парка на его территории выявлено 100 видов лишайников. В настоящее время произрастает 81 вид. Приведен аннотированный список видов. Прослежена динамика изменения видового состава лишайников с 1798 г.

Ключевые слова: лишайники, видовой состав, динамика, исторические парки, Павловск, С.-Петербург.

Павловский парк (расположенный в 26 км к югу от центра С.-Петербурга) представляет собой уникальное сочетание памятника ландшафтной архитектуры, имеющего статус государственного музея-заповедника, и особо охраняемой природной территории (Красная.., 2004). Он создавался на основе естественной лесной территории. Сплошных рубок на месте современных парковых рощ, по-видимому, никогда не было. Это позволило сохраниться здесь ряду редких, охраняемых видов растений, птиц и животных (Красная.., 2004). Павловский парк — один из самых старых и обширных пригородных парков России, его площадь составляет 600 га. Формирование парка на месте естественного леса началось в 1778 г. и в основном завершилось к 1828 г. Интересен Павловский парк с точки зрения рассмотрения динамики видового состава, поскольку в гербариях сохранились образцы растений, собранных здесь в XVIII—XX вв. Особенно это актуально в отношении лишайни-

ков (Малышева, 2002). Парк привлекал внимание многих биологов (Ильинский, Сенников, 2004). В 1920-х годах здесь работала Павловская естественно-научная экскурсионная станция.

Цель работы — выявление современного видового состава лишайников Павловского парка и выяснение изменений видового состава и встречаемости лишайников на территории парка за 200-летний период. Для этого были критически просмотрены образцы, хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE) и Ботанического музея Хельсинкского университета (H), изучены литературные источники (Еленкин, 1921, 1923; Полянский, 1923; Рассадина, 1930), в которых упоминаются лишайники, собранные в парке.

До наших исследований, начавшихся в 1991 г. (Малышева, 1994, 2002, 2003), по литературным (Еленкин, 1921, 1923; Полянский, 1923; Рассадина, 1930) и гербарным данным было известно 37 видов лишайников. В гербариях было выявлено 15 видов лишайников (7 видов в LE, 8 — в H).

В 2004 г. нами было проведено тщательное изучение современного состояния лихенофлоры парка. В разных частях парка было собрано и определено 826 образцов лишайников (см. таблицу). Приводим общий список видов лишайников Павловского парка с указанием субстрата и местонахождения в парке. Местонахождения видов лишайников указываются по участкам, которые обычно обозначаются на картах парка (Буданов, 2006). Цифры в скобках означают участки парка (см. индекс в таблице). Цифрами курсивом отмечены данные сборов 1991 г. Ссылки на литературные источники даны в круглых скобках, в квадратных скобках приведены гербарные образцы с указанием места хранения. Названия таксонов даны по монографии R. Santesson с соавт. (2004).

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins et Scheid. — На клене (1), липе (3, 8, 9), дубе (3). Отмечается впервые, нитрофильный вид.

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. — [«Павловск, 1907, И. А. Вереитинов» (LE)]. Кустистый лишайник, обычно растущий на коре деревьев. Чувствителен к изменению экологических условий. В настоящее время не найден.

Arthonia radiata (Pers.) Ach. — (Еленкин, 1921). Обычно встречается на коре деревьев, не обнаружен.

Arthothelium spectabile Flot. ex A. Massal. — На тополе (Малышева, 1994). Отмечался для Ленинградской обл. (Макаревич, 1977; Заварзин и др., 1999). В 2004 г. в парке не найден.

Индекс участка	Название участка	Число видов лишайников
1	Большая звезда	46
2	Долина прудов	23
3	Долина р. Славянки	65
4	Красная долина	29
5	Центральный район (у дворца, Тройная липовая аллея)	7
6	Старая Сильвия	34
7	Новая Сильвия	34
8	Белая береза	34
9	Парадное поле	18
	Всего в парке	81

Bacidia vermifera (Nyl.) Th. Fr. — На дубе (4). Обычно встречается на коре деревьев в лесах.

Bacidina inundata (Fr.) Vězda. — На древесине (ограда) около Большого каскада в увлажненных условиях (3). Как отмечает Н. С. Голубкова (2003 : 45), обычно вид растет на силикатных скалах, валунах и камнях, нередко затопляемых водой, но реже может встречаться на древесине и коре деревьев лиственных пород по берегам рек и озер в тенистых местах. Кроме того, для лишайников в городских условиях нередко наблюдается субстратная инверсия, когда они заселяют нехарактерные для них субстраты.

Bryoria subcana (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw. — На березе (2, 8), липе (3). Вид характерен для лесов и крупных лесопарков. Ранее для Павловска не отмечался.

Buellia disciformis (Fr.) Mudd. — (Еленкин, 1921; Рассадина, 1930; Малышева, 2002, 2003). [«Pawlowsky. Nov. 1798, Chr. Steven» (H)]. На дубе (3). По-видимому, вид не изменил встречаемости.

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — (Еленкин, 1921). Обычно встречается на коре лиственных пород и обработанной древесине. Не найден в 2004 г.

C. decipiens (Arnold) Blomb. et Forssell. — На известняке (столбики, вазоны) (3). Вид часто встречается в нитротических условиях. Ранее не указывался.

C. holocarpa (Hoffm.) A. E. Wade. — (Еленкин, 1921; Малышева, 1994). На осине (*1*), известняке (3, 6, 8, 9), гранитном валуне (7), чугунных перилах (3). Часто встречающийся вид в нитротических условиях.

Candelaria concolor (Dicks.) Stein. — (Полянский, 1923). На дубе (3, 4). Нитрофильный лишайник, часто встречается вблизи человеческого жилья. По-видимому, его встречаемость не изменилась.

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — На известняке (3, 6, 8, 9), граните (7, 8), цементе (1, 7, 9), кирпиче (1), чугунных люке (1) и перилах (3). Часто встречающийся по всему парку нитрофильный вид. Ранее не отмечался.

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — (Еленкин, 1921). На древесине (ограда) (3). Нитрофильный вид, не изменивший встречаемости.

C. xanthostigma (Ach.) Lettau. — На вязе (1), тополе серебристом (1), клене (1, 3), иве (1, 7), известняке (3, 8), гранитном валуне (7). Нитрофильный вид, часто встречающийся вдоль дорожек парка. Отмечается впервые.

Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach. — На коре (Малышева, 1994). На березе (*1*), караганнике (4), древесине (ограда) (3).

Chaenotheca chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr. — На коре (Малышева, 1994). В 2004 г. вид не обнаружен.

C. ferruginea (Turner et Borrer) Mig. — На ели (*1*, 3, 4, 6, 7), сосне (4, 6—8), липе (1—3, 6), дубе (1, 3), иве (7), березе (6). Вид, встречающийся в старых парках в условиях близких к нитротическим.

Cladonia cenotea (Ach.) Schaer. — На гниющей древесине (Малышева, 1994). В 2004 г. вид не обнаружен.

C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. — На основании деревьев (Малышева, 1994). На липе (1), дубе (3), тополе серебристом (3), березе (8). Довольно часто встречающийся вид.

C. coniocraea (Flörke) Spreng. — На стволах деревьев, гниющей древесине, среди мхов на камнях (Малышева, 1994). На сосне (7), березе (*1*, 1, 2), липе (1, *2*, 2, 3, 7, 9), дубе (2—4), тополе серебристом (3), бузине (6), пнях (1, 2, 4, 6), гранитном валуне (3). Широко распространенный в парке вид.

C. crispata (Ach.) Flot. — На почве в сосняке брусничном с березой (7). Встречен единично, редкий вид.

C. fimbriata (L.) Fr. — (Еленкин, 1921). На стволах деревьев, гниющей древесине (Малышева, 1994). На липе (1, 2, 7), дубе (1—4, 7, 8), березе (2), иве (1, 2), тополе серебристом (3), пнях (*3*, 7), замшелых камнях (3, 7). Часто встречающийся вид, по-видимому, как и раньше.

C. macilenta Hoffm. — На березе (*1*). Вид не найден в 2004 г.

C. ochrochlora Flörke. — На липе (1), березе (1). Редко встречающийся вид.

C. pyxidata (L.) Hoffm. — На замшелых камнях (3). Единично.

C. rei Schaer. — На почве (8). Единично.

C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. — На пне (7). Единично.

Evernia mesomorpha Nyl. — На липе (3), березе (8). Вид отмечен впервые в 2004 г. Более характерен для лесных массивов.

E. prunastri (L.) Ach. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На березе (4), дубе (1, 3, 4, 6), липе (3, 9), тополе серебристом (3). Часто встречающийся парковый вид, по-видимому, как и раньше.

Graphis scripta (L.) Ach. — (Еленкин, 1921; Рассадина, 1930). На гладкой коре липы (Малышева, 1994). [«Pawlowsky. Nov. 1798, Chr. Steven» (H)]. На дубе (7), рябине (7), клене (7). А. А. Еленкин (1921) указывал, что вид встречался часто. Ныне найден только в Новой Сильвии.

Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy. — На коре (Малышева, 1994). На сосне (*1*, 1, 3, 4, 6), ели (*3*), лиственнице (2), березе (*1*, 1, 3, 4, 8), дубе (*1*, 1, 2, 8), липе (1), иве (1). Широко распространенный в парке вид.

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — (Еленкин, 1921). На коре, гниющей древесине (Малышева, 1994). На сосне (1—4, 6, 7), ели (3, 8), лиственнице (1, 2), березе (*1*, 1—4, 6, 8), дубе (*1*, 1 , *2*, 2, *3*, 3, 4, 6), липе (1—5, 9), иве (1, 7), рябине (1, 3, 7), караганнике (3, 4, 6), иве (1, 2, 7), клене (1, 7), тополе серебристом (1, 3), лещине (1), яблоне домашней (1), бузине (6), пне (2), обработанной древесине (3). Один из самых обычных видов, встречаемость, скорее всего, не изменилась.

H. tubulosa (Schaer) Hav. — (Еленкин, 1921). На иве (7), валежнике (1). По-видимому, встречаемость вида, характерного для лесов и крупных лесопарков, не изменилась.

Lecanora allophana Nyl. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На осине (*1*), тополе серебристом (3). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

L. argentata (Ach.) Malme. — На коре (Малышева, 1994). На березе (1), клене (1, 6), дубе (7, 8), липе (8), вязе (1). Ранее вид не отмечался, хотя, скорее всего, произрастал в парке.

L. carpinea (L.) Vain. — (Еленкин, 1921; Рассадина, 1930). На иве (1), сирени (3). Встречаемость вида, по-видимому, не изменилась.

L. chlarotera Nyl. — На березе (1, 8), клене (1). Ранее в парке не отмечался. Вид часто встречается в нитротических условиях.

L. crenulata Hook. — На известняке (3, 8, 9). Довольно часто встречающийся эпилитный лишайник.

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — На известковых стенках, железобетонных конструкциях (Малышева, 1994). На известняке (3, 6, 8, 9), цементе (1, 3), кирпиче (1), железобетонном столбе (*8*). Часто встречающийся лишайник.

L. hagenii (Ach.) Ach. — На дубе (3, 4), иве (1), рябине (1), сирени (3), известняке (8), цементе (7). Часто встречающийся нитрофильный лишайник.

L. pulicaris (Pers.) Ach. — Малышева (2002, 2003). [«Pawlowsky. Nov. 1798, Chr. Steven» (H)]. На дубе (1, 2), липе (4, 6), клене (1), березе (1, 8), рябине (1, 3), иве (1), караганнике (6), обработанной древесине (3). Часто встречающийся лишайник. Можно предположить, что встречаемость вида не изменилась.

L. symmicta (Ach.) Ach. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На дубе (*1*, 4), липе (4, 9), иве (1, 2, *3*, 7), вязе (1), тополе серебристом (3), рябине (1), караганнике (1, 4), яблоне домашней (1), сирени (3), древесине (3). Часто встречающийся лишайник. Можно предположить, что встречаемость вида не изменилась.

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel. — (Еленкин, 1921). На сосне (4), дубе (4), вязе (1). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

Lepraria incana (L.) Ach. — На ели (1, 3), березе (1, 4), липе (1—3, 7, 9), дубе (1—3, 6), клене (1, 6), иве (2), пнях (1, 7), мхах (8), туфе (3), известняке (3, 6, 7). Вид обычный для городских условий. Встречается преимущественно в затененных и умеренно освещенных местообитаниях (Определитель.., 2008). Ранее не отмечался. По-видимому, стал встречаться чаще.

Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl. — (Малышева, 1994). [«Павловский парк, на деревьях за Краснодолинным прудом, 1927, М. М. Голлербах» (LE)]. Вид не обнаружен.

L. subtile (Schrad.) Torss. — [«Павловск, Большой парк, на туфах, 1927, М. М. Голлербах»; там же, «мост около Аполлона, 1927», он же; там же, «вблизи вокзала, на туфах, 1927», он же (LE)]. На туфах (3), известняке (3). Вид встречен только в том месте, где произрастал в 1927 г.

Melanelia exasperata (De Not.) Essl. — На дубе (2, 6), вязе (1), клене (3). Впервые отмечен в 2004 г., однако, скорее всего, произрастал в парке ранее.

M. exasperatula (Nyl.) Essl. — (Еленкин, 1921). На коре, замшелых валунах (Малышева, 1994). На липе (1, *2*, 2, 6, 8), дубе (*3*, 3, 4, 6), иве (1, *3*, 6), караганнике (4), тополе серебристом (3), сирени (1, 3), древесине (3), гранитном валуне (7). Широко распространенный, часто встречающийся, как и ранее, вид.

M. olivacea (L.) Essl. — На дубе (*1*). Единичная находка в 1991 г. В 2004 г. не обнаружен.

M. septentrionalis (Lynge) Essl. — На клене (6), березе (8), древесине (ограда) (3). Довольно обычный «лесной» вид, по-видимому произраставший в парке ранее.

M. stygia (L.) Essl. — (Малышева, 2002). [«Pawlowsky, 1798, Chr. Steven» (H)]. Вид не обнаружен.

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — На дубе (1—4), липе (3, 6, 8), клене (3, 7), иве (7). Широко распространенный, часто встречающийся вид. По-видимому, произрастал в парке ранее.

M. subaurifera (Nyl.) Essl. — (Еленкин, 1921). Вид не обнаружен.

Micarea melaena (Nyl.) Hedl. — На мхах среди руин (3). Единично. Обычно вид встречается на коре деревьев и гниющей древесине.

M. sylvicola (Flot.) Vězda et V. Wirth. — На известняке среди мхов (3). Единично.

Myxobilimbia sabuletorum (Schreb.) Hafellner. — (Еленкин, 1921). На мхах у основания колонны (3), туфах руин (3), известняке руин среди мхов (3). Вид встречен только в одном месте, где, скорее всего, обитал ранее.

Ochrolechia arborea (Kreyer) Almb. — (Рассадина, 1930). Обычно встречается на коре деревьев. Вид не обнаружен.

Opegrapha rufescens Pers. — (Еленкин, 1921). На дубе (*3*), тополе серебристом (3). А. А. Еленкин (1923) отмечал, что вид встречался «обильно». Ныне встречается гораздо реже и только в одном месте.

Parmelia sulcata Taylor. — (Еленкин, 1921). На коре, гниющей древесине, замшелых валунах (Малышева, 1994). (Малышева, 2002). [«Pawlowsky. Nov. 1798, Chr. Steven» (H)]. На ели (3), березе (*1*, 1—3, 8), дубе (*1*, 1—4, 8), липе (1, *2*, 2—9), клене (1, 3, 6), иве (1, 2, *3*, 6, *7*), вязе (1), яблоне домашней (1), сирени (1, 3), караганнике (1), рябине (1, 3), тополе серебристом (1, 3), бузине (6), лещине (1), древесине (3), валежнике (1), гранитном валуне (7), чугунных перилах (3). Обычный вид. По-видимому, встречаемость за 200 лет не изменилась

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl. — На сосне (6). Отмечен впервые, только в Старой Сильвии.

Peltigera canina (L.) Willd. — (Еленкин, 1921; Рассадина, 1930). На почве, замшелых валунах (Малышева, 1994). На замшелых камнях (3, 7), туфах (3, 6). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

P. polydactylon (Neck.) Hoffm. — (Еленкин, 1921). Вид не найден.

P. rufescens (Weiss) Humb. — На замшелых камнях (3, 6, 7), старом замшелом пне (3), почве (3, 8). Довольно часто встречающийся вид. Однако впервые отмечен в 2004 г.

Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner. — (Малышева, 2002, 2003). [«Pawlowsky. Nov. 1798, Chr. Steven» (H)]. На липе (2, *3*, 3, 6, 7), дубе (3).

P. amara (Ach.) Nyl. — (Еленкин, 1921). Обычно встречается на коре деревьев. Не обнаружен в 2004 г.

P. coccodes (Ach.) Nyl. — На липе (2, 3), дубе (3). «Лесной» вид, впервые отмечен в 2004 г.

Phaeophyscia ciliata (Hoffm.) Moberg. — (Еленкин, 1921). Эпифитный вид, не найден в 2004 г.

P. nigricans (Flörke) Moberg. — На тополе серебристом (3). Впервые отмечен в 2004 г.

P. orbicularis (Neck.) Moberg. — На коре, гниющей древесине, замшелых валунах, фундаментах, железобетонных конструкциях (Малышева, 1994). На липе (4—6), березе (2), вязе (1), тополе серебристом (1, 3), иве (1, *3*), клене (7), бузине (6), пне (1), известняке (3, 6, 8, 9), граните (валуны, фундаменты) (7, 8), цементе (3, 9), железобетонном столбе (*8*), чугунных люке (1) и перилах (3). Часто встречающийся нитрофильный вид. Устойчив к атмосферному загрязнению, предпочитает умеренно загрязненные местообитания или субстраты, богатые питательными веществами. Один из массовых видов в городах. Не отмечался в парке в 1920-х годах.

Phlyctis agelaea (Ach.) Flot. — На коре (Малышева, 1994). На липе (*2*). Встречается редко.

P. argena (Spreng.) Flot. — На липе (1—3, 6, 9), дубе (1, 4), вязе (1), клене (6, 7), иве (6, 7). Часто встречающийся вид. По-видимому, произрастал в парке ранее.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier. — На коре (Малышева, 1994). На березе (*1*), иве (*7*), вязе (1), клене (7), тополе серебристом (3), яблоне домашней (1), гранитном валуне (7). Довольно обычный вид в парке. По-видимому, произрастал здесь ранее.

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. — (Малышева, 2003). [«Павловск, 1899, Регель» (LE)]. Эпифитный лишайник, не встречен в 2004 г.

P. caesia (Hoffm.) Fürnr. — На гранитных валунах, лестницах из известняка (Малышева, 1994). На гранитном валуне (*7*), известняке (3), цементе (9). Часто встречающийся вид. По-видимому, произрастал в парке ранее.

P. dubia (Hoffm.) Lettau. — На липе (3), дубе (*1*, 1, *3*), березе (*1*), иве (3), вязе (1), клене (1), сирени (1), бузине (6), гранитном валуне (8). Часто встречающийся нитрофильный вид. До 1991 г. в парке не отмечался.

P. stellaris (L.) Nyl. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На осине (*1*), вязе (1), тополе серебристом (3), иве (1, *3*), березе (*1*), караганнике (1, 4), сирени (3). Обычный вид, по-видимому, встречаемость его не изменилась.

P. tenella (Scop.) DC. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На липе (3, 5, 6, 8, 9), дубе (3), березе (1), клене (1, 7), вязе (1), иве (7), тополе серебристом (3), яблоне домашней (1), лещине (1), жостере (2), сирени (1), караганнике (1, 4), бузине (6), валежнике (1), пне (1), гранитном валуне (3, 7), железобетонном столбике (4), чугунном люке (1). Часто встречающийся нитрофильный вид. По-видимому, встречаемость не изменилась после 1921 г.

Physconia distorta (With.) J. R. Laundon. — (Еленкин, 1921). Эпифитный вид, не найден в 2004 г.

P. enteroxantha (Nyl.) Poelt. — (Еленкин, 1921). На липе (6), дубе (1), вязе (1), клене (1, 3), иве (6, 7), тополе серебристом (3), известняке (6). Обычный, нитрофильный вид. Встречаемость вида, по-видимому, не изменилась.

P. perisidiosa (Erichsen) Moberg. — На липе (3), клене (1), вязе (1), иве (1, 6). Обычный нитрофильный вид. По-видимому, произрастал в парке ранее.

Placynthium nigrum (Huds.) Gray. — (Еленкин, 1921). А. А. Еленкин (1923) отмечает, что этого вида «много в Павловске», но не указывает субстрат. Обычно вид растет на содержащем известь и силикатном каменистом субстрате, редко на древесине. Не найден в 2004 г.

Platismatia glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. — На березе (2). Вид, характерный для лесов, встречен один раз в 2004 г.

Protoparmeliopsis muralis (Schreb.) M. Choisy. — На гранитном валуне (7), известняке (6, 8). Отмечен впервые в 2004 г.

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf. — (Еленкин, 1921). На березе (7), караганнике (4). Редко. Вид, более характерный для лесов. Можно предположить, что вид встречается реже.

Ramalina farinacea (L.) Ach. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). [«Павловский парк, 1932, К. И. Ладыженская, М. Гейер» (LE)]. На липе (2, 3), дубе (6), иве (6). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

R. pollinaria (Westr.) Ach. — (Еленкин, 1921). На коре (Малышева, 1994). На липе (1, 3, 6, 9), дубе (1, 2, *3,* 3, 4, 6, 8), клене (3, 6), тополе серебристом (3), иве (2, 6). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda. — На коре (Малышева, 1994). На ели (1, *3,* 3, 6, 8), пихте (2), сосне (1, 4, 6, 8), лиственнице (1, 2), липе (1, 3, 4, 8), вязе (1), березе (*1,* 1, 3), иве (*3*), жостере (2), караганнике (1, 3, 4, 6), рябине (1, 3), яблоне домашней (1), лещине (1), сирени (3), известняке (3, 7). Обычный, нитрофильный вид, выдерживает высокий уровень атмосферного загрязнения. Впервые отмечен в 1994 г.

S. sarothamni (Vain.) Vězda. — На дубе (1), липе (1, 4), рябине (1), сирени (1), караганнике (1, 3, 4), чугунных воротах (7). Обычный, нитрофильный вид, выдерживает высокий уровень атмосферного загрязнения, обычен в населенных пунктах. Отмечен в парке впервые в 2004 г.

Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale. — На сосне (4), липе (6), дубе (1, 4), березе (3, 4, 8). Вид более характерный для лесов. Впервые отмечен в 2004 г.

Usnea hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg. — На коре (Малышева, 1994). На дубе (1), березе (*1*). Вид характерный для лесов. По-видимому, произрастал в парке ранее.

U. subfloridana Stirt. — На липе (6), дубе (6). Вид характерный для лесов. По-видимому, произрастал в парке ранее.

Verrucaria muralis Ach. — На известняке (3—9), туфе (3), гранитном валуне и фундаменте (7), цементе (1, 3, 9), кирпиче (1). Широко распространенный, часто встречающийся в нитротических условиях вид. По-видимому, встречался в парке ранее.

V. nigrescens Pers. — На известняке (3, 6), туфе (3), гранитном валуне (7), цементе (1), кирпиче (1). Широко распространенный, часто встречающийся в нитротических условиях вид.

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai. — На коре (Малышева, 1994). На сосне (1), березе (1, 2, 4, 8), дубе (2), тополе серебристом (3), сирени (3), иве (2), пне (2), древесине (ограда) (3). Часто встречающийся вид, по-видимому, произраставший в парке ранее.

Xanthoparmelia conspersa (Ehrh. ex Ach.) Hale. — На гранитном валуне ниже Еленинской аллеи в пойме р. Славянки (3). Единично.

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — (Полянский, 1923). [«Павловск, 1923, В. И. Полянский» (LE)]. На липе (3), дубе (3), вязе (1). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

X. fallax (Hepp) Arnold. — (Полянский, 1923). На коре (Малышева, 1994). [«Павловск, 1923, В. И. Полянский» (LE)]. На дубе (*3*). По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

X. parietina (L.) Th. Fr. — (Еленкин, 1921; Полянский, 1923). На коре, гранитном валуне (Малышева, 1994). На липе (1, 5), березе (*1*), иве (1, *3*), клене (1, 7), вязе (1), дубе (3, 8), тополе серебристом (3), яблоне домашней (1), бузине (6), сирени (3), известняке (3, 6, 9), гранитных валунах (7), чугунных перилах (3). Обычный вид. По-видимому, встречаемость вида не изменилась.

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. — (Полянский, 1923). На коре (Малышева, 1994). [«Павловск, 1923, В. И. Полянский» (LE)]. В. И. Полянский (1923) отмечал, что вид в Павловске встречается «нечасто». На сосне (1), липе (5, 9), дубе (*1*, 3), иве (1, *3*), березе (*1*, 1), караганнике (1), рябине (1), сирени (1). По-видимому, этот нитрофильный лишайник стал встречаться чаще.

Всего в Павловском парке выявлено 100 видов лишайников из 47 родов. Это довольно много для пригородного парка. Видовой состав лишайников за два века претерпел существенные изменения. Менее половины видов (42 %) сохранилось на этом месте за данный период; исчезло 12 % видов, но появилось много новых (39 %).

В настоящее время в Павловском парке обнаружен 81 вид (81 % от числа видов лишайников общего списка). После 1798 г. не отмечался 1 вид (1 % от числа видов), после 1899 г. — также 1 вид (1 %). Таким образом, в XIX в. отсюда исчезло 2 % лишайников. Более серьезные изменения во флоре лишайников отмечаются в XX в. После 1907 г. не найдено 11 видов (11 %). Следует обратить внимание на то, что по сравнению с данными 1991 г. в 2004 г. (спустя 13 лет) в парке не обнаружено 5 видов (5 %). Всего из Павловского парка за период в 206 лет исчезло 13 видов (13 %) видового состава лишайников.

Число общих видов лишайников в современных и во всех довоенных сборах (по 1927 г. включительно) составляет 30 видов (30 %). Таким образом, лишь менее трети видов сохранилась на этом месте за два столетия.

Впервые в 1991 г. найдено 7 видов, в 2004 г. — 36 видов. Появление новых видов связано, по-видимому, с увеличением роли нитрофильных видов при возросшей антропогенной нагрузке.

Изменилась и частота встречаемости отдельных видов. Часто встречавшийся, судя по указаниям А. А. Еленкина, вид *Graphis scripta* теперь найден лишь в одном

месте. *Opegrapha rufescens*, вид встречавшийся «обильно», выявлен лишь в одном месте в долине р. Славянки. *Placynthium nigrum*, которого было много в парке в 1920-е годы, нами не обнаружен. Зато *Leptogium subtile*, обитающий на туфах и известняках, не изменил встречаемости по сравнению с 1927 г. Намного чаще по сравнению с 1991 г. стал встречаться *Lepraria incana*, появился *Chaenotheca ferruginea*. Некоторые лишайники стали осваивать новые субстраты. Например, *Xanthoria polycarpa*, отмечавшийся в Павловском парке в 1923 г. «нечасто», стал встречаться чаще и заселяет теперь многие виды деревьев и кустарников. 31 вид лишайников (31 %) освоил субстраты, созданные человеком (обработанная древесина, известняк, гранит, туфы, цемент, кирпич, чугун).

Необходимо отметить, что, несмотря на значительное изменение видового состава лишайников, в парке встречаются хотя и редко, типично «лесные» виды, которые здесь хорошо морфологически развиты. Это *Pseudevernia furfuracea, Usnea hirta, U. subfloridana.* Размеры их слоевищ достигают 2—3 см, что редко встречается в парках.

Видовой состав лишайников достаточно хорошо отражает условия произрастания лишайников. Здесь встречаются упомянутые выше «лесные» виды, свидетельствующие о происхождении парка из естественного леса. Наличие нитрофильных синантропных видов указывает на значительную степень антропогенного воздействия. Присутствие ряда видов, приведенных в списке, характеризует нахождение парка в городских условиях.

Распределение видов на территории парка неравномерно и также отражает степень антропогенного воздействия. Бóльшая часть лишайников (65 видов) найдены в долине р. Славянки, несколько меньше видов в районе Большая звезда (46). В Центральном районе у дворца, где постоянно много людей, найдено всего 7 видов. Участки Старая и Новая Сильвия, белая береза занимают промежуточное положение. Как наиболее интересные участки нахождения сосудистых растений отмечаются левый берег р. Славянка ниже дворца, Старая и Новая Сильвия (Ильинский, Сенников, 2004), это же можно сказать и о лишайниках. На это указывает общий характер распространения лишайников и местонахождения отдельных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданов О. Павловск. План города и парков. 2006. Масштаб: 1 : 7500.

Голубкова Н. С. Bacidina Vězda / Определитель лишайников России. Вып. 8. СПб., 2003. С. 40—46.

Еленкин А. А. Лишайники как объект педагогического и научного исследования // Экскурсионное дело. 1921. № 2, 3. С. 114—178.

Еленкин А. А. Лишайники как объект педагогического и научного исследования // Экскурсионное дело. 1923. № 4—6. С. 78—141.

Заварзин А. А., Катенина О. А., Котлов Ю. В., Соколова С. В. Лишайники С.-Петербурга и Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб., 1999. С. 205—260.

Ильинский И. В., Сенников А. Н. Павловский парк / Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб., 2004. С. 46—48.

Красная книга природы Санкт-Петербурга. СПб., 2004. 416 с.

Макаревич М. Ф. Arthothelium Massal. / Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Л., 1977. С. 321—324.

Малышева Н. В. Лишайники исторических парков окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 29—35.

Малышева Н. В. Образцы лишайников XVIII века из Санкт-Петербурга, хранящиеся в гербарии Хельсинкского университета (H) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 134—137.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003. 100 с.

Определитель лишайников России. Вып. 10. СПб., 2008. 515 с.

Полянский В. И. О видах рода *Xanthoria* (Fr.) Stizenb. из окрестностей Павловской экскурсионной станции // Бот. матер. Ин-та споровых раст. Гл. бот. сада РСФСР. 1923. Т. 2. Вып. 1—12. С. 184—189.

Рассадина К. А. О лишайниках б. Петергофского уезда Ленинградской губернии // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1930. Вып. 22. С. 223—271.

Santesson R., Moberg R., Nordin A. et al. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

SUMMARY

Modern state of the lichen flora (81 species) in the Pávlovsk park and its dynamics over 1798—2004 are discussed. The checklist of 100 lichen species is given.

УДК 582.594.1 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© Т. М. Быченко

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

T. M. BYCHENKO. BOTANICAL-GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF *ORCHIDACEAE* OF BAIKAL SIBERIA

Иркутский государственный педагогический университет
664011 Иркутск, ул. Нижняя Набережная, 6
Факс (395-2) 24-05-59
E-mail: Tanya_ishi@rambler.ru
Поступила 10.04.2008

Приводятся данные по распространению орхидных, произрастающих в Южном Прибайкалье в Ангаро-Саянском и Южно-Байкальском флористических районах, дается таксономический и ботанико-географический анализ сем. *Orchidaceae* Байкальской Сибири.

Ключевые слова: распространение, *Orchidaceae*, Прибайкалье, ботанико-географический анализ, охрана.

В настоящее время по данным флористических сводок (Флора.., 1987, 2003; Конспект.., 2005, и др.) во флоре Сибири насчитывается 50 видов орхидных из 23 родов, на территории Восточной Сибири — 43 вида из 22 родов, в Байкальской Сибири (БС), включающей Иркутскую, Читинскую области и Республику Бурятия, — 41 вид из 22 родов. На территории исследования — в Южном Прибайкалье, включающем Ангаро-Саянский (Иркутская обл.) и Южно-Байкальский (Республика Бурятия) ботанические флористические районы (БФР), — произрастает 32 вида орхидных из 20 родов, включая вид гибридного происхождения (*Cypripedium ventricosum* Sw.). В последнее время в связи с активным освоением Байкальского региона, усилением рекреационной нагрузки на пригородные зоны и уничтожением естественных растительных сообществ представители этого семейства быстро выпадают из состава ценозов. Многие виды включены в региональные Красные книги (КК): 16 видов — в Красную книгу Иркутской области (2001), 13 видов — Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (2002), 12 видов — Республики Бурятия (2002). Сведения о байкальских представителях сем. *Orchidaceae* содержатся в ряде флористических работ (Флора.., 1979, 1987, 1991, 2003; Конспект.., 2005, и др.). Однако распространение орхидных, состояние популяций остаются недостаточно изученными из-за редкой их встречаемости и низкой численности, а также различного понимания объема видов в пределах сложных в таксономи-

ческом отношении родов. Начиная с 1988 г. нами проводятся регулярные исследования орхидных Прибайкалья, изучается их распространение, эколого-фитоценотическая приуроченность, особенности биологии, структура и динамика природных популяций в разных условиях обитания.

Цель работы — изучить распространение орхидных на территории исследования, дать таксономический и ботанико-географический анализ орхидных Байкальской Сибири.

Материал и методика

Исследование орхидных проводилось в течение полевых вегетационных сезонов 1988—2007 гг. в Ольхонском, Иркутском, Слюдянском, Шелеховском районах Иркутской обл., Тункинском, Кабанском районах Республики Бурятия, а также на территории Тункинского и Прибайкальского природных национальных парков и Байкальского государственного биосферного заповедника. Была охвачена территория в радиусе 300—500 км. Для характеристики условий местообитаний сделано более 200 геоботанических описаний с участием орхидных. Основные методы, применяемые при исследовании: флористический, фитоценотический, геоботанический, статистический. На основании критически изученного гербарного материала (свыше 2000 гербарных листов) Гербариев LE, NSK, IRK, IRKU, UUH, гербария Иркутского областного Краеведческого музея г. Иркутска, научного гербария Бурятского государственного университета (БГУ) г. Улан-Удэ, гербария Кяхтинского краеведческого музея им. академика В. А. Обручева г. Кяхты, а также литературных источников и собственных сборов проведен таксономический и ботанико-географический анализ орхидных Байкальской Сибири, даны карты распространения изученных 29 видов орхидных на территории Южного Прибайкалья с указанием выявленных новых местонахождений (рис. 1—4), рассмотрены вопросы их охраны.

Результаты и обсуждение

Таксономический анализ показал, что значительное число родов (16) орхидных БС представлено одним видом (табл. 1). Наибольшее число видов свойственно родам *Cypripedium* (5 видов) и *Dactylorhiza* (10 видов). Эндемичных родов и видов среди байкальских орхидей нет.

Орхидные БС относятся к 6 типам ареалов: циркумполярный, евразиатский, евросибирский, восточно-азиатский, общеазиатский, североазиатский (табл. 2). У большинства видов очень широкие евразиатские (12 видов — 29.2 %) и голарктические ареалы (7 видов — 17.1 %), меньше всего видов с общеазиатским (2 вида — 4.9 %) и североазиатским (1 — 2.4 %) ареалами. Однако 2 вида (*Listera cordata* и *L. ovata*) имеют в пределах Байкальского региона изолированные единичные местонахождения, значительно удаленные на восток от Урала за пределы их основной области распространения. Эти виды в континентальных районах Байкальской Сибири, по-видимому, следует считать ботанико-географическими реликтами третичных широколиственных лесов. Особенностью флоры орхидных БС является сочетание довольно значительной доли евросибирских (10 видов — 24.4 %), проникающих до Байкала, и восточно-азиатских (9 видов — 22.0 %) видов, имеющих здесь западную границу распространения и часто изолированные единичные мес-

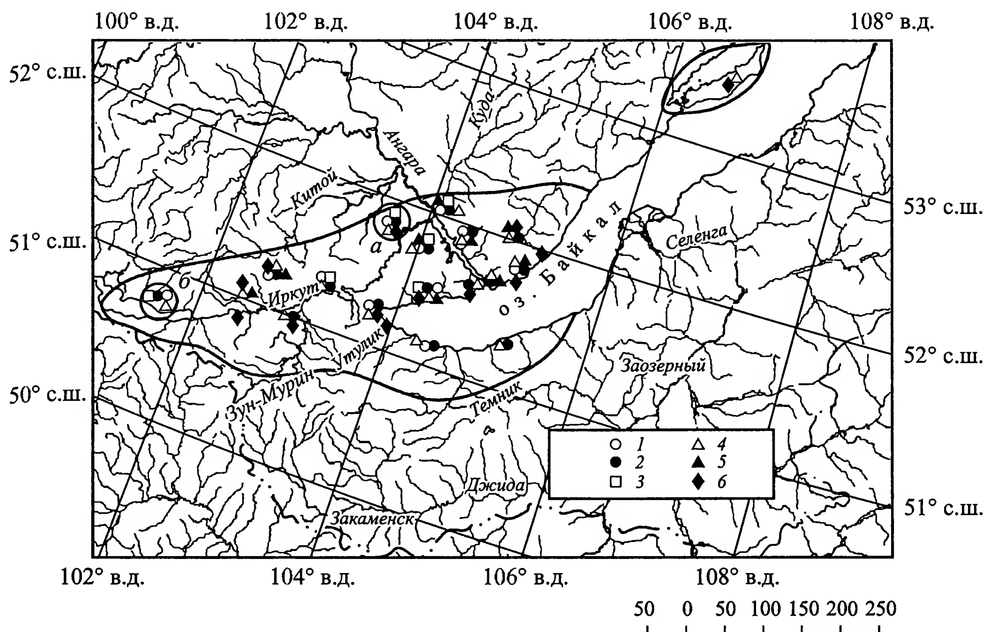


Рис. 1. Местонахождения изученных видов орхидных на территории Южного Прибайкалья.

1 — Cypripedium calceolus, 2 — C. macranthon, 3 — C. ventricosum, 4 — C. guttatum, 5 — Colypso bulbosa, 6 — Neottianthe cucullata. Здесь, а также на рис. 2—4 территории предлагаемых ботанических заказников: *а* — «Остров Березовый» (Иркутская обл., Шелеховский р-н, пос. Пионерский); *б* — «Предгорье Тункинских гольцов» (Республика Бурятия, Тункинский р-н, пос. Хойто-Гол).

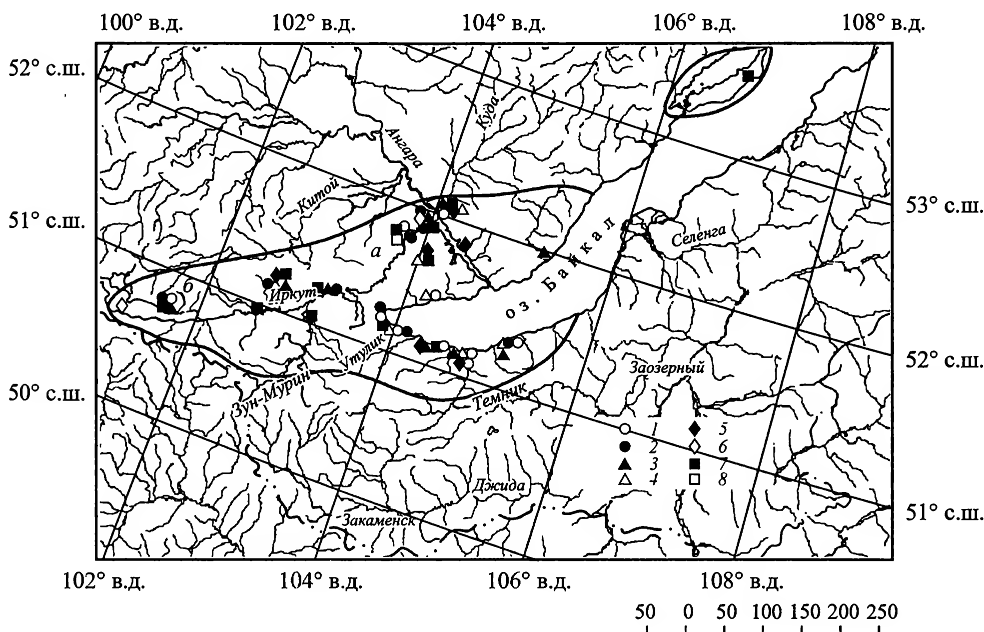


Рис. 2. Местонахождения изученных видов орхидных на территории Южного Прибайкалья.

1 — Dactylorhiza fuchsii, 2 — D. cruenta, 3 — D. incarnata, 4 — D. hebridensis, 5 — Epipactis helleborine, 6 — E. palustris, 7 — Orchis militaris, 8 — Tulotis fuscescens.

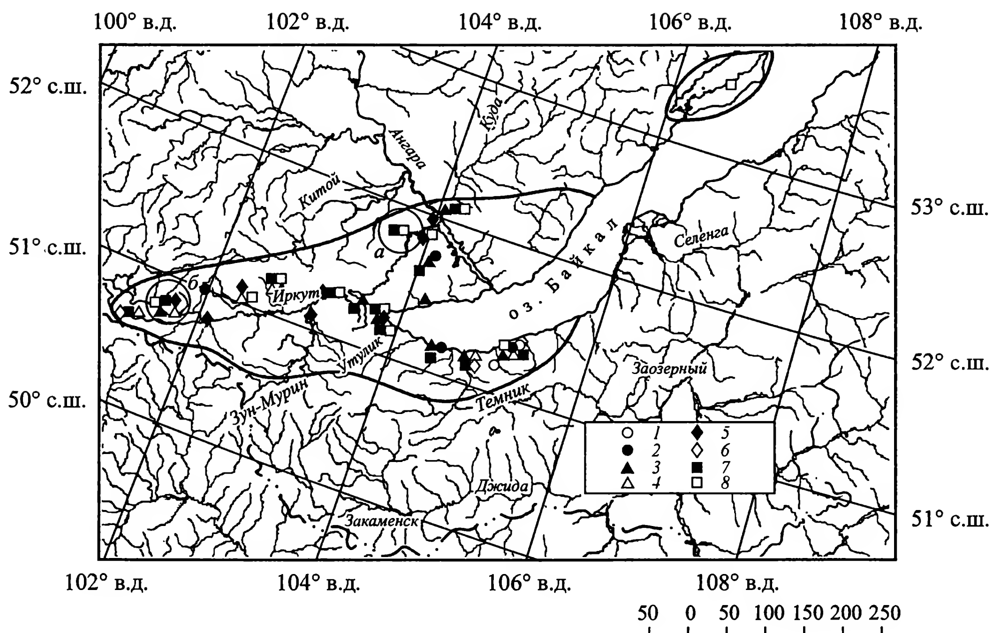


Рис. 3. Местонахождения изученных видов орхидных на территории Южного Прибайкалья.
1 — Listera cordata, 2 — L. ovata, 3 — Coeloglossum viride, 4 — Corallorhiza trifida, 5 — Gymnadenia conopsea, 6 — Herminium monorchis, 7 — Neottia camtschatea, 8 — Spiranthes sinensis.

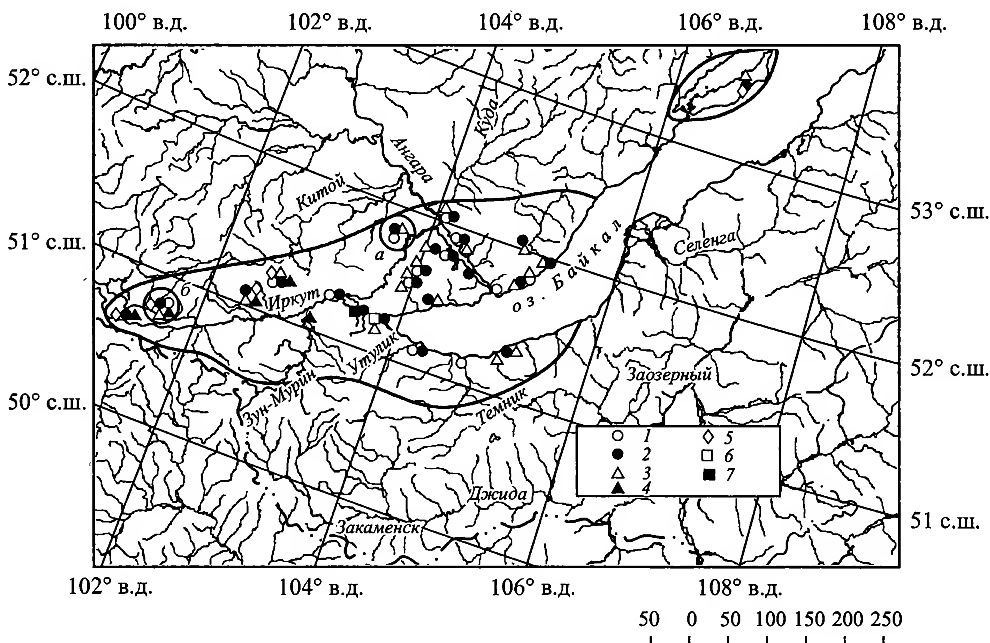


Рис. 4. Местонахождения изученных видов орхидных на территории Южного Прибайкалья.
1 — Platanthera bifolia, 2 — Malaxis monophyllos, 3 — Goodyera repens, 4 — Epipogium aphyllum, 5 — Lysiella oligantha, 6 — Hammarbya paludosa, 7 — Tulotis hologlottis.

ТАБЛИЦА 1

Число видов орхидных во флоре России, Сибири в том числе, Восточной, Байкальской Сибири и Южном Прибайкалье

Род	Число видов					
	всего в мире	Россия*	Сибирь	Восточная Сибирь	Байкальская Сибирь	Южное Прибайкалье
Calypso	1	1	1	1	1	1
Coeloglossum	2	1	1	1	1	1
Corallorhiza	15	1	1	1	1	1
Cypripedium	~45	6**	5	5	5	4
Dactylorhiza	~75	39	14	11	10	7
Epipactis	~60—80	7***	3	2	2	2
Epipogium	3	1	1	1	1	1
Goodyera	~40	1	1	1	1	1
Gymnadenia	~10	5	1	1	1	1
Hammarbya	1	1	1	1	1	1
Habenaria	600	3	1	1	1	—
Herminium	~30	1	1	1	1	1
Liparis Rich	250	6	1	—	—	—
Listera	~30	5	3	3	3	2
Lysiella	3	1	1	1	1	1
Malaxis	300	1	1	1	1	1
Neottia	~10	5	3	2	1	1
Neottianthe	6	1	1	1	1	1
Orchis	85	24	2	1	1	1
Platanthera	~200	11 (17)***	3	3	3	1
Ponerorhis	2 (3)	1	1	1	1	—
Spiranthes	~25	2**	1	1	1	1
Tulotis	~10	3***	2	2	2	2
Всего		133	50	43	41	32

Примечание. * — число видов дано по С. К. Черепанову (1995); ** — по Л. В. Аверьянову (1998, 1999); *** — по П. Г. Ефимову (2004, 2006, 2007).

тонахождения на юго-востоке (*Cypripedium shanxiense*, *Habenaria linearifolia*, *Listera pinetorum*, *Platanthera densa*, *Ponerorchis pauciflora*) и севере (*Platanthera tipuloides*) Читинской обл. Многие виды орхидных БС, находящиеся на границах своего распространения, представлены немногочисленными популяциями. К ним относятся евросибирские виды, находящиеся на восточной границе (*Orchis militaris*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza baltica*, *D. maculata*), и восточно-азиатские, находящиеся на западной границе распространения (*Cypripedium shanxiense*, *Dactylorhiza salina*, *Habenaria linearifolia*, *Listera pinetorum*, *Platanthera densa*, *P. tipuloides*, *Ponerorchis pauciflora*, *Tulotis fuscescens*, *Tulotis hologlottis* (Maxim.) Efimov). До Забайкалья, южной Якутии и Даурии проникают *Dactylorhiza cruenta*, *D. fuchsii*, *D. hebridensis*, *D. psychrophila* (табл. 2). Северную границу распространения имеют два общеазиатских вида — *Dactylorhiza kotschyi* и *D. umbrosa*. На территории БС не имеют границ ареалов такие евразиатские виды, как *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *Neottianthe cucullata*, *Gymnadenia conopsea*, *Herminium monorchis*, *Epipactis helleborine* и др. Евразиатские виды *Lysiella oligantha* и *Epipogium aphyllum* имеют широкие, но дизъюнктивные ареалы и повсеместно встречаются крайне редко. Происхождение необычного дизъюнктивного ареала *L. oligantha* (североскандинавско-сибирско-дальневосточного) свя-

ТАБЛИЦА 2

Распределение видов орхидных Байкальской Сибири по типам ареалов, флористическим районам и поясно-зональным группам

Вид	Ареал	Ботанико-флористические районы Байкальской Сибири						Поясно-зональные группы					Азональные группы		
		ИР		БУ		ЧИ									
		Ан	Пр	Юж	Се	Ка	Ши	гм	тв	тх	сх	пб	б	лб	лг
Calypso bulbosa	КЦ	+	+	+	+		+*			+					
Coeloglossum viride	КЦ	+	+	+	+	+	+	+							
Corallorhiza trifida	КЦ	+	+	+	+	+	+			+					
Cypripedium calceolus	ЕА	+	+	+	+		+				+				
C. guttatum	ЕА	+	+	+	+	+	+				+				
C. macranthom	ЕА	+	+*	+	+	+*	+*				+				
C. shanxiense	ВА						+*				+				
C. × *ventricosum*	ЕА	+	+	+	+	+					+				
Dactylorhiza cruenta	ЕС	+	+*	+	+										+
D. fuchsii	ЕС	+	+*	+								+			
D. hebridensis	ЕС	+	+*	+	+		+				+				
D. incarnata	ЕА	+	+	+	+		+*								+
D. kotschyi	ОА			+				+							
D. baltica	ЕС	+?												+	
D. maculata	ЕС	+?											+		
D. psychrophila	ЕС	+?	+*		+				+						
D. salina	ВА			+			+								+
D. umbrosa	ОА			+			+	+							
Epipactis helleborine	ЕА	+	+	+	+						+				
E. palustris	ЕС	+									+				
Epipogium aphyllum	ЕА	+	+	+	+		+*			+					
Goodyera repens	КЦ	+	+*	+	+	+	+			+					
Gymnadenia conopsea	ЕА	+	+	+	+	+	+				+				
Habenaria linearifolia	ВА						+					+			
Hammarbya paludosa	КЦ	+	+		+		+						+		
Herminium monorchis	ЕА	+	+*	+	+		+							+	
Listera cordata	КЦ	+	+	+	+					+					
L. ovata	ЕС	+	+*	+								+			
L. pinetorum	ВА						+					+			
Lysiella oligantha	ЕА	+	+	+	+						+				
Malaxis monophyllos	КЦ	+	+	+	+		+			+					
Neottia camtschatea	СА		+	+	+						+				
Neottianthe cucullata	ЕА	+	+*	+	+		+				+				
Orchis militaris	ЕС	+	+	+	+*		+				+				
Platanthera bifolia	ЕС	+	+*	+	+		+				+				
P. densa Freyn (*P. freynii*)	ВА						+					+			
P. tipuloides	ВА					+*					+				
Ponerorhis pauciflora	ВА						+					+			
Spiranthes sinensis	ЕА	+	+	+	+	+	+								+
Tulotis fuscescens	ВА	+	+	+			+				+				
T. hologlottis (*P. hologlottis*)	ВА			+			+							+	

Примечание. Ареал: КЦ — циркумполярный, ЕА — евразиатский, ЕС — евросибирский, СА — североазиатский, ОА — общеазиатский, ВА — восточно-азиатский. БФР Байкальской Сибири даны по Флоре Сибири (1987, 2003): ИР — Иркутская обл. (Ан — Ангаро-Саянский; Пр — Приленско-Катангский), БУ — Бурятия (Юж — Южно-Байкальский, Се — Северо-Байкальский), ЧИ — Читинская обл. (Ка — Каларский, Ши — Шилко-Аргунский (Даурия)). Поясно-зональные группы: гм — гипоарктомонтанная, тв — тундрово-высокогорная или арктоальпийская, тх — темнохвойно-лесная, сх — светлохвойно-лесная, пб — пребореальная. Группы азонального комплекса: б — болотная, лб — лугово-болотная, лг — луговая; +* — виды отмечены по литературным источникам; латинские названия видов даны по Флоре Сибири (1987, 2003) с учетом последних систематических обзоров *Platanthera* и *Tulotis* (Ефимов, 2006, 2007).

зывают с проникновением этого вида в северную Европу из Сибири в послеледниковый период (Аверьянов, 1981). На территории БС происходит замещение викарирующих видов с запада на восток (*Dactylorhiza incarnata* → *D. salina*).

Местонахождение лугово-болотного вида *Tulotis hologlottis* (рис. 4) в Южно-Байкальском БФР (Республика Бурятия, Заиграевский р-н и Слюдянский р-н, с. Быстрое) расширяют границы его распространения на запад и меняют представление о его ареале на территории России. Ареал вида в Восточной Сибири включает не только Даурский (Ефимов, 2007), но и Ангаро-Саянский географический район.

Орхидные встречаются во всех высотных поясах (до 2200 м над ур. м.) с максимумом видового разнообразия в лесном поясе. Среди орхидей встречаются как равнинные, так и горные виды, но четкую границу между ними провести нельзя, так как очень многие виды встречаются как на равнине, так и в горах, а некоторые достигают альпийского пояса. Так, в подгольцовом поясе Восточного Саяна и Хамар-Дабана на высоте 2000—2150 м над ур. м. на низкотравных луговых южных склонах с выходами известковых пород изредка встречается *Coeloglossum viride*, обычный для лесного пояса. До подгольцового пояса на высоту 2000 м над ур. м. и выше поднимается *Gymnadenia conopsea*, характерный для травянистых лесов и полян. На сырых высокогорных лугах и болотах, по берегам водоемов на высоте 2000—4000 м над ур. м. встречается *Dactylorhiza kotschyi*, на горных лугах и болотах на высоте 2250 м над ур. м. — *D. umbrosa*. В субальпийском поясе гор, в тундре и лесотундре на травянистых и зеленомошных болотах, на прибрежных галечниках растет *D. psychrophila*. В субальпийском поясе на хребтах Хамар-Дабан и Баргузинский встречается темнохвойно-лесной вид *Listera cordata*, а в Тункинских гольцах, на хребтах Хамар-Дабана и Улан-Бургасы — пребореальный вид *L. ovata*, в Тункинских гольцах и на Хамар-Дабане по луговым южным склонам с кустарником встречается *Cypripedium guttatum*. В тундровом поясе в высокогорьях Восточного Саяна — *Corallorhiza trifida*. До альпийского пояса в Восточном Саяне поднимается *Cypripedium macranthon*.

Виды орхидных БС можно отнести к следующим поясно-зональным комплексам (Малышев, Пешкова, 1984): 1) высокогорный и горный комплекс (4 вида); 2) лесной (28 видов), включающий три поясно-зональные группы: светлохвойно-лесную (16), темнохвойно-лесную (6) и пребореальную (6) и 3) азональный (9 видов), включающий болотную (2), лугово-болотную (3) и луговую (4) группы. Виды степного комплекса отсутствуют, что связано с высокой требовательностью орхидных к влажности воздуха и почвы (табл. 2, 3).

ТАБЛИЦА 3

Хорологический спектр орхидных Байкальской Сибири

Ареал	Ботанико-флористические районы						Поясно-зональные группы					Азональные		
	Ан	Пр	Юж	Се	Ка	Ши	гм	тв	тх	сх	пб	б	лб	лг
Циркумполярный	7	7	6	7	3	6	1	—	5	—		1	—	—
Евразиатский	12	12	12	12	5	9	—	—	1	8	—	—	1	2
Евросибирский	10	7	6	5	0	3	—	1	—	4	2	1	1	1
Восточноазиатский	1	1	3	0	1	8	—	—	—	3	4	—	1	1
Общеазиатский	—	—	2	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—
Североазиатский	—	1	1	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Всего	30	28	30	25	9	27	3	1	6	16	6	2	3	4

Примечание. Условные обозначения те же, что в табл. 2. Цифры — число видов.

Большинство видов орхидных (16) БС встречается в светлохвойных и смешанных лесах и относится к светлохвойно-лесной группе. Эту группу образуют виды с различными областями распространения: евразиатским (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *C. × ventricosum*, *Epipactis helleborine*, *Gymnadenia conopsea*, *Lysiella oligantha*, *Neottianthe cucullata*); евросибирским (*Epipactis palustris*, *Platanthera bifolia*, *Orchis militaris*, *Dactylorhiza hebridensis*); восточно-азиатским (*C. shanxiense*, *Tulotis fuscescens*, *Platanthera tipuloides*) и североазиатским (*Neottia camtschatea*) ареалами.

Listera ovata, *Dactylorhiza fuchsii* — в Предбайкалье, а *Listera pinetorum*, *Habenaria linearifolia*, *Platanthera densa*, *Ponerorchis pauciflora* — в юго-восточном Забайкалье относятся к пребореальной поясно-зональной группе, тесно связанной с широколиственными лесами, широко распространенными в прошлом на территории БС. *Listera ovata* и, по мнению Л. В. Аверьянова (1988), *Dactylorhiza fuchsii* приурочены к неморальным комплексам. Так, на юго-восточном побережье Байкала в окрестностях г. Байкальска (рис. 2) нами были обнаружены многочисленные популяции *Dactylorhiza fuchsii* (до 150 особей на 1 $м^2$) и редкого для Байкальского региона вида — *Listera ovata* (до 22 особей на 1 $м^2$) (Быченко, 2007). Неморальные реликтовые виды БС в основном встречаются на юго-восточном побережье Байкала и в высокогорьях Восточного Саяна, редко севернее и восточнее их. С одной стороны, они обитают в темнохвойных (пихтовых и кедрово-пихтовых) влажных лесах и зарослях прирусловых кустарников (например, *Listera ovata*, *L. pinetorum*, *Ponerorchis pauciflora*), а с другой — в высокогорном поясе на субальпийских, часто высокотравных лугах. Эти местонахождения отличаются повышенной влажностью и богатыми почвами с мощным гумусовым горизонтом. Остальная территория Байкальской Сибири характеризуется низкой влажностью воздуха, контрастом суточных и сезонных температур, развитием сезонной и многолетней мерзлоты, что мало благоприятствует сохранению видов орхидных пребореального комплекса.

Широко распространенные циркумполярные (*Calypso bulbosa*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Listera cordata*, *Malaxis monophyllos*) и евразиатский (*Epipogium aphyllum*) виды приурочены к темнохвойно-лесным сообществам БС, где высокая влажность воздуха летом и мощный снежный покров зимой создают благоприятные условия для их произрастания.

В настоящее время темнохвойно-лесная и пребореальная группы орхидных благоприятных условий для существования на территории БС, по-видимому, не имеют, постепенно сокращает численность и ареал входящих в них видов.

В пойменных лугах и болотных местообитаниях разных зон встречается 9 видов орхидных: болотные (*Dactylorhiza maculata*, *Hammarbya paludosa*), лугово-болотные (*D. baltica*, *Herminium monorchis*, *Tulotis hologlottis*) и луговые (*D. cruenta*, *D. incarnata*, *D. salina*, *Spiranthes sinensis*). Наиболее богаты луговыми и лугово-болотными видами районы, прилегающие к Байкалу. Два вида (*Herminium monorchis*, *Spiranthes sinensis*) имеют широкое евразиатское распространение и встречаются почти во всех районах БС. Циркумполярный болотный вид *Hammarbya paludosa* имеет незначительное число (1—2) известных местонахождений (рис. 4). Это один из наиболее редких видов байкальской флоры.

Распределение орхидных по территории БС неравномерно. Наибольшее количество видов наблюдается в районах, прилегающих к побережью озера на юге Иркутской обл. в Ангаро-Саянском БФР и на юге Бурятии в Южно-Байкальском БФР — по 30 видов (табл. 3). Этому в значительной степени благоприятствует Байкал, уравновешивающий контрасты климата. Зимой в Прибайкалье значительно теплее, чем на той же широте в Восточной Сибири вдали от берегов Байкала. В Вер-

холенске, например, в 75 км от озера, средняя температура зимних месяцев минус 25 °С. Меньше всего видов на севере Читинской обл. в Каларском БФР — 9 видов (табл. 3). Во всех шести БФР отмечено только 7 видов (*Coeloglossum viride*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Cypripedium guttatum*, *C. macranthon*, *Gymnadenia conopsea*, *Spiranthes sinensis*). В пределах Ангаро-Саянского БФР единично встречаются 3 евросибирских вида: *Dactylorhiza baltica*, *D. maculata*, *Epipactis palustris* (табл. 2). Один общеазиатский вид (*Dactylorhiza kotschyi*) зафиксирован на крайнем юге Бурятии в Южно-Байкальском БФР (окрестности пос. Кяхта). Пять восточно-азиатских видов (*Cypripedium shanxiense*, *Listera pinetorum*, *Habenaria linearifolia*, *Platanthera densa* и *Ponerorchis pauciflora*) встречаются только на юге Читинской обл. в Шилко-Аргунском (Даурия) БФР. Общее количество видов орхидных уменьшается с запада на восток и с юга на север (если не учитывать районы, примыкающие к Байкалу, а также южную, степную Даурию) с последующим увеличением их числа на востоке (табл. 3). Увеличение числа видов в районах Ононской и Аргунской Даурии (Шилко-Аргунском БФР) происходит за счет проникновения сюда некоторых видов с восточно-азиатским ареалом. Уменьшение числа видов орхидных лесного комплекса к северу и востоку от Байкала (табл. 3) является результатом ухудшения климата: повышения его континентальности, уменьшения общего количества выпадающих осадков, особенно в зимнее время, все более широким распространением многолетних мерзлотных грунтов.

В настоящее время из 41 вида орхидных БС 23 вида (56.1 %), а в Южном Прибайкалье — 16 видов (50 %) являются редкими или исчезающими, требующими охраны на территории всего региона. В новую редакцию Красной книги РФ (ККРФ) включено 8 видов (Перечень.., 2005), встречающихся на территории БС. К сожалению, в этот список не был включен редкий вид *Lysiella oligantha*, который крайне редок на территории БС, и, по нашим данным, встречается малочисленными популяциями (2—5 особей) всего в 4—6 местообитаниях, одно из них — на о-ве Ольхон — приводится впервые (рис. 4). Особый интерес представляют местонахождения видов орхидных на техногенно нарушенных территориях Южного Прибайкалья (Быченко, 1997, 2007). Около отстойников шлам-лигнина Байкальского ЦБК (долина р. Ю. Осиновка на северо-западном склоне хр. Хамар-Дабан) нами обнаружено 11 видов (рис. 1—4). Из них 7 видов (*Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *Listera ovata*, *Epipactis helleborine*, *Orchis militaris*, *Platanthera bifolia*) включены в региональные КК, 3 вида (*Cypripedium calceolus*, *C. macranthon*, *Orchis militaris*) — в новую редакцию ККРФ, остальные 4 вида (*Dactylorhiza fuchsii*, *Malaxis monophyllos*, *Corallorhiza trifida*, *Gymnadenia conopsea*) редки в пределах своих ареалов. Мы неоднократно наблюдали обитание некоторых редких видов орхидных вблизи лесных троп и дорог (*Platanthera bifolia*, *Calypso bulbosa*) или на обочине шоссейных дорог и железнодорожной насыпи (виды рода *Dactylorhiza*, *Orchis militaris*) (Быченко, 1997).

В результате многолетних исследований в Южном Прибайкалье нами выявлены уникальные природные сообщества, где совместно произрастает 11—15 видов орхидных, бо́льшая часть которых включена в региональные Красные книги и список редких видов Красной книги Российской Федерации (табл. 4; рис. 1—4). В связи с этим для сохранения первичных фитоценозов и популяций орхидных мы предлагаем создать 2 ботанических заказника федерального значения и 12 ботанических памятников природы (Быченко, 2008).

1. Ботанический заказник «Остров Березовый», площадью около 145 га, находится в пойме р. Иркут (Шелеховский р-н, Иркутская обл.), в 7 км от крупного промышленного центра г. Шелехова. Здесь совместно обитает 11 видов орхидных,

ТАБЛИЦА 4

Список видов орхидных на территориях предлагаемых ботанических заказников

Вид	КК МСОП	КК РФ*	ККИР	ККРБ	Остров Березовый	Предгорье Тункинских гольцов
Coeloglossum viride (L.) C. Hartman						+
Corollorhiza trifida Chatel						+
Cypripedium calceolus L.	+	3(R)	2	2	+	+
Cypripedium guttatum Sw.			3	2	+	+
Cypripedium macranthon Sw.		3(R)	2	2	+	+
Cypripedium ventricosum Sw.		3(R)			+	+
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soo					+	
Epipogium aphyllum Sw.		2(V)	2	2		+
Goodyera repens R. Br.						+
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.					+	+
Herminium monorchis (L.) R. Br.					+	+
Lysiella oligantha (Turcz.) Nevski						+
Malaxis monophyllos (L.) Sw.					+	+
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter		3(R)	3	2		+
Orchis militaris L.		3(R)	2	3	+	+
Platanthera bifolia (L.) Rich.			2	2	+	+
Tulotis fuscescens (L.) Czer.			2		+	
Всего					11/6**	15/7**

Примечание. Цифрами обозначены категории редкости; * — виды, включенные в новую редакцию Красных книг Российской Федерации (Перечень.., 2005); ** — число видов, включенных в региональные Красные книги.

из них 4 включено в список редких видов РФ (Перечень.., 2005), а 6 видов — в региональные Красные книги.

2. Ботанический заказник «Тункинский» площадью около 200 га находится в предгорье Тункинских гольцов в окрестностях пос. Хойто-Гол (Тункинский р-н, Республика Бурятия). Здесь произрастает 15 видов, из них 6 включено в список редких видов Красной книги Российской Федерации, а 7 — в региональные Красные книги. С целью сохранения популяций редких видов орхидных на территориях предлагаемых заказников необходимо срочно ограничить следующие формы хозяйственной деятельности, наносящих вред их популяциям: вырубку древостоя, пожары, раннее сенокошение до созревания плодов, сбор растений населением.

Таким образом, в Байкальской Сибири насчитывается 41 вид орхидных из 22 родов. Наибольшее число родов орхидных представлено только одним видом, наибольшее число видов свойственно роду *Dactylorhiza*. Эндемичных родов и видов среди байкальских орхидей нет. Ботанико-географический анализ орхидных Байкальской Сибири показал наличие в ее составе 6 типов ареалов с преобладанием евразиатского. Орхидные Байкальского региона встречаются во всех высотных поясах с максимумом видового разнообразия в лесном поясе. Распределение орхидных по территории Байкальской Сибири достаточно неравномерно. Наибольшее количество видов наблюдается в районах, прилегающих к южному побережью оз. Байкал. Создание ботанических заказников позволит усилить режим охраны уникальных растительных сообществ, сохранить и восстановить численность популяций редких видов орхидных БС.

Благодарности

Выражаю благодарность Л. В. Аверьянову и П. Г. Ефимову за замечания и ценные советы при подготовке рукописи к изданию.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Новый вид рода *Lysiella* с Центрального Тянь-Шаня // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 578—583.

Аверьянов Л. В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck, ex Nevski (*Orchidaceae*) // Новости систематики высших растений. 1988. Т. 25. С. 48—67.

Аверьянов Л. В. Род *Spiranthes* (*Orchidaceae*) на территории России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 104—111.

Аверьянов Л. В. Род башмачок — *Cypripedium* (*Orchidaceae*) на территории России // Turczaninowia. 1999. Vol. 2. P. 5—40.

Быченко Т. М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // Бюл. Глав. бот. сада. 1997. Вып. 175. С. 80—82.

Быченко Т. М. Экологический мониторинг орхидных на техногенно нарушенных территориях Южного Прибайкалья // Вестн. Твер. гос. ун-та. 2007. Вып. 3. № 7. С. 55—62.

Быченко Т. М. Сохранение биоразнообразия орхидных Ценральной Сибири // Матер. XII съезда Русск. бот. о-ва и Всерос. конф. «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века». Петрозаводск, 2008. Ч. 3. С. 326—329.

Ефимов П. Г. Род *Epipactis* Zinn (*Orchidaceae*) на территории России // Turczaninowia. 2004. Т. 7 (3). С. 8—42.

Ефимов П. Г. Род *Platanthera* (*Orchidaceae*) во флоре России. 1. Виды подсекции *Platanthera* секции *Platanthera* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1713—1731.

Ефимов П. Г. Роды *Tulotis* и *Limnorchis* (*Orchidaceae*) во флоре России // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 9. С. 1443—1461.

Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. С. 255—259.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск, 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (растения). Чита, 2002. 280 с.

Малышева Л. И., *Пешкова Г. А.* Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 263 с.

Перечень объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации, утвержден 25.10.2005 г. приказом по МПР РФ № 289 и регистрирован Министерством РФ 29.11.2005 г. (регистрационный номер № 7211).

Флора Забайкальского природного национального парка. Улан-Удэ, 1991. 137 с.

Флора Сибири. *Araceae* — *Orchidaceae*. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 125—146; 2003. Т. 14. С. 35—37.

Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 1. С. 234—245.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 991 с.

SUMMARY

The distribution of orchids in the Southern Cisbaikalia, namely in Angara-Sayan and South-Baikal floristic regions, is described. Taxonomic and botanical-geographical analysis of the *Orchidaceae* species in the Baikal Siberia is given.

УДК 581.52 : 581.55 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© В. С. Ипатов, Е. Н. Журавлева, В. Х. Лебедева, М. Ю. Тиходеева

ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ *PICEA ABIES, P. OBOVATA* (*PINACEAE*)

V. S. IPATOV, E. N. ZHURAVLEVA, V. H. LEBEDEVA, M. Yu. TIKHODEYEVA.
ECOLOGICAL FIELD OF *PICEA ABIES* AND *P. OBOVATA* (*PINACEAE*)

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./факс (812) 328-14-72
E-mail: zhl@hotmail.ru
Поступила 14.10.2008

Исследованы фитогенные поля отдельно стоящих елей в сосняке зеленомошном и на лугу. По изменению факторов среды и растительности определены границы фитогенного поля елей относительно края кроны. Выявлены 4 типа реакций растений на влияние фитогенного поля ели.
Ключевые слова: фитогенное поле, *Picea abies*, *Picea obovata*.

Понятие «фитогенное поле» в настоящее время широко используется исследователями. Впервые оно было определено А. А. Урановым как часть пространства, в пределах которой среда приобретает новые свойства, создаваемые присутствием в ней данной особи растения (1965). Для фитоценолога представляет интерес не вообще пространство с измененными свойствами среды, а пространство, в котором изменяются состав и структура растительности по сравнению с окружающим фоном. Понимая это, позже А. А. Уранов (1968) отметил, что фитогенным полем можно считать ограниченное пространство, где обнаруживается влияние данного растения на другие растения. Б. Н. Норин (1987) предложил именно эту часть пространства считать фитогенным полем растения. Мы с ним солидарны. Однако необходимо принимать во внимание и трансформацию среды растением, формирующим фитогенное поле, так как особенности состава и сложения растительности в фитогенном поле можно объяснить только влиянием трансформированных этим растением экологических факторов.

Объектами нашего исследования послужили 20 одиночных елей *Picea abies* во втором ярусе разреженного сосняка лишайниково-зеленомошного и 21 ель (*P. abies*, *P. obovata*) на лугах (из них 2 ели на опушке). Исследования проводились в подзонах средней и южной тайги: в лишайниково-зеленомошном сосняке — в Суоярвском р-не Карелии; на лугах — на острове Коневец Ладожского озера и Карельском перешейке.

Древостой сосняка лишайниково-зеленомошного состоит из сосен высотой 18—20 м (сомкнутость крон 0.3) и единичных елей во втором ярусе. Выбранные для исследования ели растут на большом расстоянии (превышающем высоту елей в 2—3 раза) друг от друга и от соседних сосен, что нашло отражение в морфологии их крон. Они асимметричны, лучше развиты с юга. Это свидетельствует о том, что данные ели являются свободно растущими, т. е. влияние соседей отсутствует. Напочвенный покров на фоне, за пределами крон ели, однороден — представлен зеленомошным ковром из *Pleurozium schreberi, Dicranum polysetum, Hylocomium splendens* с отдельными латками кустистых лишайников и относительно равномерно распределенными кустарничками *Vaccinium vitis-idaea, V. myrtillus, Calluna vulgaris* (их суммарное проективное покрытие составляет 35—40 %).

Для анализа использованы описания фитогенных полей 20 елей разной высоты (1—13 м) и возраста, диаметр крон колебался в пределах 1—4 м. Описание напочвенного покрова проводилось вдоль трансект, идущих от ствола до фона (вне пре-

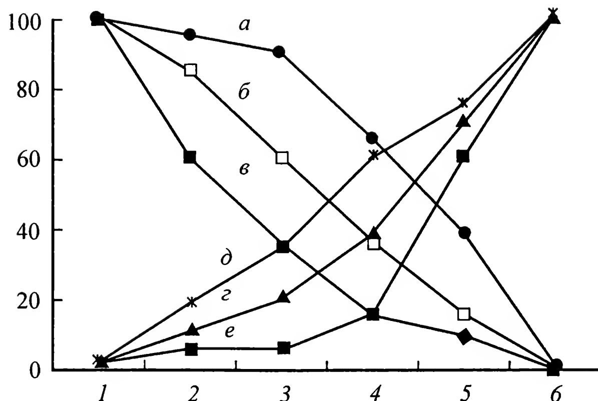


Рис. 1. Изменение толщины и сквозистости кроны (в зените) от ствола к краю кроны.

По оси абсцисс — положение под кроной (*1* — у ствола; *2*, *3*, *4* — под кроной; *5* — под краем кроны; *6* — на фоне). По оси ординат: длина кроны (% от максимальной, варианты); сквозистость в зените, %. *а*—*в* — длина кроны; *г*—*е* — сквозистость кроны в зените, % (*г* — все ели, *д* — ели ниже 3 м, *е* — ели выше 8 м).

делов крон) на площадках 20 × 20 см, расположенных вплотную друг к другу. На трансектах в шести точках (*1* — у ствола; *2*, *3*, *4* — под кроной; *5* — под краем кроны; *6* — на фоне) учитывались следующие экологические факторы: освещенность, температура, пропускание кроной атмосферных осадков, особенности морфологического профиля почвы, влажность почвенных горизонтов, их кислотность, количество опада. Для сравнимости разных параметров их значения вычислены в процентах от фона.

Мы исходили из предположения, что степень трансформации елью экологических факторов зависит от длины кроны по вертикали над разными точками в подкроновом пространстве. Естественно, длина кроны от ствола к краю уменьшается в силу ее конусовидной формы, и это изменение хорошо отражает сквозистость кроны в зените над каждой точкой измерения (рис. 1) (Ипатов, Кирикова, 1990). На рис. 2—5 показано изменение исследованных параметров среды по вектору ствол—фон. Изменение минимальных и максимальных суточных температур

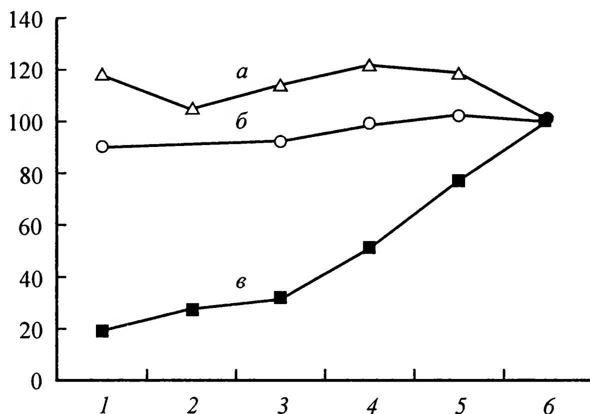


Рис. 2. Изменение сквозистости в зените и температуры в фитогенном поле ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — минимальные температуры, *б* — максимальные температуры, *в* — сквозистость в зените.

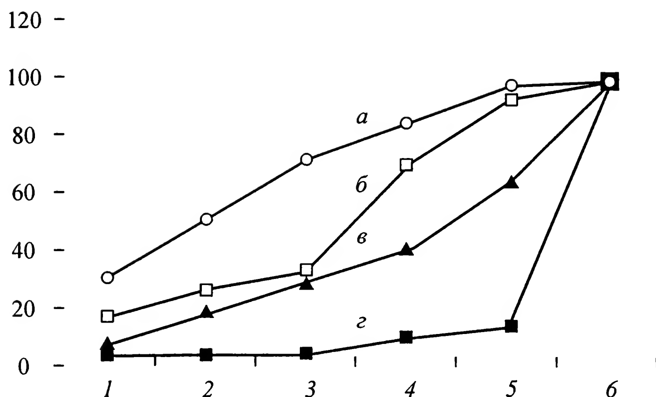


Рис. 3. Пропускание кроной ели осадков и влажность подстилки.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — влажность подстилки в дождливую погоду; *б* — влажность подстилки в сухую погоду; *в* — осадки при сильном дожде, *г* — осадки при слабом, моросящем дожде.

(средних за два полевых сезона) представлено на рис. 2. Минимальные температуры под кроной несколько выше, чем за ее пределами, а максимальные температуры в подкроновом пространстве ниже. Разница между максимальными и минимальными температурами под кроной составляет в среднем 10 °С, в то время как на фоне достигает 15 °С. Таким образом, ель стабилизирует температурный режим в подкроновом пространстве.

Распределение проходящих сквозь крону ели осадков отражено на рис. 3. Наблюдения проводились в течение двух летних месяцев, в результате мы получили возможность сравнить количество проникающих под крону осадков при сильном продолжительном дожде (10 мм/ч) и слабом, моросящем (0.25 мм/ч). Развитая кро-

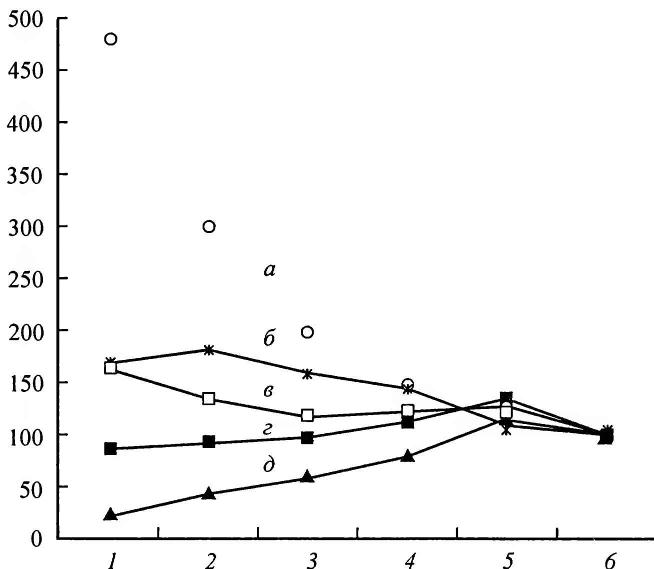


Рис. 4. Изменение мощности почвенных горизонтов в фитогенном поле ели.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — F_1; *б* — F_3; *в* — A_0 (F_1, F_2, F_3); *г* — A_2; *д* — опад за 3 года.

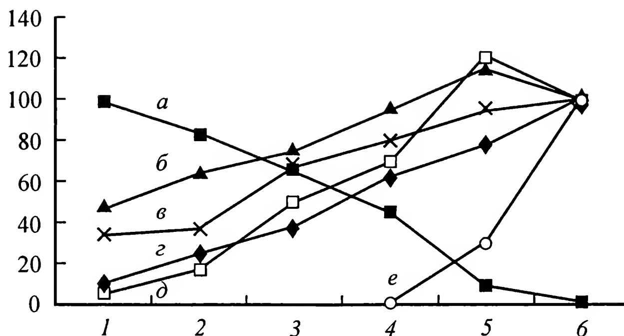


Рис. 5. Изменение напряженности фитогенного поля ели и п. п. видов растений.

По оси абсцисс — положение под кроной (обозначения, как на рис. 1); по оси ординат — доля от фона, %. *а* — напряженность фитогенного поля ели, *б* — *Vaccinium vitis-idaea*, *в* — лишайники, *г* — зеленые мхи, *д* — *Vaccinium myrtillus*, *е* — *Calluna vulgaris*.

на крупных елей даже в сильный дождь задерживает в среднем до 70 % осадков, а в слабый, моросящий дождь — до 95 %. При моросящем дожде бóльшая часть поверхности почвы подкронового пространства остается сухой, при сильном дожде заметно увеличивается пропускание осадков в средней части кроны. В приствололовой зоне количество осадков остается мизерным при дождях любой интенсивности. От количества осадков, проникающих сквозь крону, зависит влажность верхних горизонтов почвы. В дождливую погоду влажность подстилки резко увеличивается от ствола к краю кроны, в сухую погоду с редкими дождями она остается низкой на большей части подкронового пространства (Ипатов, Кирикова, 2001).

На рис. 4 показано изменение мощности подстилки и подзолистого горизонта в фитогенном поле ели. Лесная подстилка (A_0) неоднородна по степени разложения и содержанию доступных растениям элементов питания. Самый верхний ее горизонт (F_1) представляет собой еще не тронутый разложением опад (хвоя, ветки), нижний (F_3) — оторфованная масса, средний (F_2) — переходный. Соотношение этих слоев меняется по профилю: у ствола мощный слой опада F_1 имеет в среднем от 8 до 13 см, у края кроны его толщина незначительна, поскольку здесь интенсивность накопления опада хвои снижена. Обратная картина наблюдается в отношении нижнего слоя подстилки. Своим образованием он, в значительной мере, обязан жизнедеятельности зеленых мхов. Под развитой широкой кроной ели мхи почти отсутствуют, но они хорошо развиты в краевой зоне. Из постепенно отмирающих частей мхов здесь формируется толстый (6—8 см) слой F_3. Линия регрессии изменения толщины лесной подстилки A_0, таким образом, имеет слегка U-образную форму. Провал в центральной части кривой A_0 объясняется тем, что в этой зоне мало мхов, формирующих толстую подстилку в зоне края кроны, и опада накапливается меньше, чем в пристволовой зоне.

Очевидно, что в подкроновом пространстве ели, где мало света и влаги, создаются неблагоприятные условия для видов растений напочвенного покрова. В то же время в краевой зоне условия более благоприятные — света и влаги здесь значительно больше, более стабильный, чем на фоне, температурный режим. Так как на растения напочвенного покрова оказывает влияние совокупность факторов, то на основе полученных по отдельным факторам данных мы определили обобщенную, интегрированную напряженность фитогенного поля в разных его точках. Для расчета мы использовали следующие факторы: освещенность, осадки, влажность почвы, мощность лесной подстилки, опад. Теснота связи значений этих факторов с рас-

стоянием от ствола высока (значение η^2 колеблется в пределах 0.60—0.95). Поскольку значения всех факторов выражены в процентах от фоновых значений, они сравнимы и поддаются арифметическим операциям. Так как кроны елей имеют различную ширину, напряженность вычислялась в определенном числе точек, занимающих одинаковое положение под кроной: *1* — у ствола; *2*, *3*, *4* — под кроной; *5* — под краем кроны; *6* — на фоне. Для каждой точки и каждого фактора найдены значения разницы (без учета знака) между фоном, принятым за 100 %, и значением фактора (в % от фона) в этой точке. Далее полученные значения суммировались и в каждой точке для каждого фактора найдена доля (в %) от этой суммы. Для каждой точки сосчитана сумма долей всех факторов, и, наконец, все полученные значения выражены в процентах от наибольшего значения. Итоговый ряд напряженности изменяется от 100 (наибольшее влияние ели) до 0 (влияние отсутствует). На рис. 5, *1* показано, что влияние ели равномерно уменьшается от ствола к краю кроны. Кроме того, на этом рисунке показано изменение проективного покрытия основных видов и групп видов в фитогенном поле ели. Очевидно, что трансформируемые елью экологические факторы определяют характер напочвенного покрова в фитогенном поле. При этом, очевидно, ель в отличие от других древесных пород не изменяет растительность, а препятствует ее развитию (Ипатов, 2007). Интересно, что в фитогенном поле ели меняется характер связи между видами: на фоне и под краем кро-

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов растений в фитогенном поле ели и на фоне

Виды растений	Ф. п.	Луг	Виды растений	Ф. п.	Луг
		Тип 1			
Geranium sylvaticum	+	++	*Pleurozium schreberi*	+	++
Viola nemoralis	+	++	*Veronica officinalis*	+	++
Agrostis capillaris	+	++	*Luzula multiflora*	+	++
Dactylis glomerata	+	++	*Lysimachia vulgaris*	+	++
Veronica chamaedrys	+	++	*Trifolium medium*	+	++
Galium mollugo	+	++	*Helictotrichon pubescens*	+	++
Hypericum perforatum	+	++	*Centaurea phrygia*		+
Potentilla erecta	+	++	*Polemonium coeruleum*		+
Deschampsia caespitosa	+	++	*Festuca pratensis*		+
Hierochloe odorata	+	++	*Cerastium holosteoides*		+
Festuca rubra	+	++	*Hylotelephium triphyllum*		+
Geranium pratense	+	++	*Dianthus deltoides*		+
Cirsium heterophyllum	+	++	*Trollius europaeus*		+
Alchemilla vulgaris	+	++	*Linaria vulgaris*		+
Angelica sylvestris	+	++	*Veronica longifolia*		+
Luzula pilosa	+	++	*Cnidium dubium*		+
Leucanthemum vulgare	+	++	*Veronica serpillifolia*		+
Lathyrus pratensis	+	++	*Bromopsis inermis*		+
Ptarmica vulgaris	+	++	*Phalaroides arundinacea*		+
Achillea millefolium	+	++	*Taraxacum officinale*		+
Knauthia arvensis	+	++	*Viola palustris*	+	++
Pimpinella saxifraga	+	++	*Vicia cracca*	+	++
Stellaria graminea	+	++	*Ranunculus acris*	+	++
Ranunculus auricomus	+	++	*Centaurea jacea*	+	++
Campanula patula	+	++	*Hieracium umbellatum*	+	++
Poa angustifolia	+	++	*Melampyrum nemorosum*	+	++
Campanula rotundifolia	+	++	*Calamagrostis epigeios*	+	++

Виды растений	Ф. п.	Луг	Виды растений	Ф. п.	Луг
		Тип 2			
Avenella flexuosa	++	+	*Brachychecium albicans*	++	+
Melampyrum pratense	++	+	*Campanula glomerata*	++	+
Vicia sepium	++	+	*Briza media*	++	+
Stellaria holostea	++	+	*Melica transsilvanica*[1]	++	+
Ranunculus polyanthemos	++	+	*Galium boreale*	++	+
Rubus saxatilis	++	+	*Aegopodium podagraria*	++	+
Poa trivialis	++	+			
		Тип 3			
Majanthemum bifolium	+		*Calamagrostis arundinaceae*	+	
Trientalis europaea	+		*Vaccinium myrtillus*	+	
Huperzia selago	+		*Fragaria vesca*	+	
Pteridium aquilinum	+		*Geum rivale*	+	
Dryopteris carthusiana	+				
		Тип 4			
Anthriscus sylvestris	+	+	*Phleum pratense*	+	+
Anemone nemorosa	+	+	*Galium palustre*	+	+
Rumex acetosa	+	+	*Poa pratensis*	+	+
Chamaenerion angustifolium	+	+	*Carex panicea*	+	+
Solidago virgaurea	+	+	*Rhinanthus minor*	+	+
Anthoxanthum odoratum	+	+	*Carex nigra*	+	+
Galeopsis ladanum	+	+			
		Неопределенный тип			
Elytrigia repens	++	+	*Polytrichum juniperinum*	+	
Galeopsis bifida	+	+	*Rubus idaeus*	+	+
Alopecurus pratensis	++	+	*Filipendula ulmaria*	+	+
Equisetum arvense	+	+	*Plantago lanceolata*	+	+
Urtica dioica	+	+	*Poa palustris*	+	

Примечание. Ф. п. — фитогенное поле, «+» обозначено присутствие вида, «++» — вид встречается с наибольшим проективным покрытием. [1]*Melica transsilvanica* — заносный вид, тип — тип реакции на фитогенное поле.

ны черника и брусника отрицательно связаны друг с другом ($r = -0.21$), а в подкроновом пространстве они имеют положительную связь. Не приходится сомневаться, что роль экологических факторов является столь же существенной в формировании фитогенного поля ели и в других условиях, в частности на лугах.

На лугах нами исследованы фитогенные поля 21 ели. Деревья имеют разные параметры: высота — 7—22 м, окружность ствола 24—180 см, высота прикрепления кроны — 0.1—2.5 м и радиус кроны — 1.3—4.6 м, возраст — от 15 до 80 лет. Перечень встреченных видов растений представлен в табл. 1. На семи луговых участках доминируют следующие виды: на первом — *Dactylis glomerata* (проективное покрытие до 35 %), *Alchemilla vulgaris* (до 55 %), *Veronica chamaedrys* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 60 %). На втором — *Agrostis capillaris* (до 45 %), *Festuca rubra* (до 50 %), *Potentilla erecta* (до 40 %). На третьем — *Potentilla erecta* (до 40 %), *Agrostis capillaris* (до 45 %), *Dactylis glomerata* (до 35 %). На четвертом — *Potentilla erecta* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 60 %), *Festuca rubra* (до 70 %). На пятом — *Dactylis glomerata* (до 45 %), *Agrostis capillaris* (до 40 %), *Alchemilla vulgaris* (до 35 %). На шестом — *Galium boreale* (до 40 %), *Deschampsia caespitosa* (до 60 %),

Agrostis capillaris (до 45 %), *Hierochloe odorata* (до 40 %). На седьмом — *Calamagrostis epigeios* (до 70 %), *Galium boreale* (до 75 %), *Stellaria holostea* (до 55 %). Следует отметить, что несмотря на различия в преобладающих видах, в исследуемых луговых сообществах экологические оценки трофности и влажности почвы, вычисленные по шкалам Д. Н. Цыганова (1976) по присутствию видов, одинаковы на всех луговых участках, что свидетельствует о сходстве экотопов.

Для характеристики фитогенных полей от ствола каждого дерева в радиальном направлении были заложены сплошные трансекты из площадок 0.1 м^2 в разных направлениях. Длина трансект — от 10 до 40 площадок (3—13 м), при этом число площадок за краем кроны — от 6 до 28 (в зависимости от размеров дерева). Если недалеко от данной ели находилось другое дерево, то трансекта в эту сторону не закладывалась. На каждой площадке учитывалась высота видов и их проективное покрытие. Кроме того, оценивались наиболее значимые по влиянию на растительность факторы, формируемые кроной ели: сквозистость кроны дерева — средняя и в зените (Ипатов, Кирикова, 1979; Ипатов, 1998), относительное количество опада и ветоши (%), толщина подстилки. Средняя сквозистость определялась для части небесной полусферы выше 45°. Поскольку радиус кроны у всех елей различен, мы использовали для сравнительной оценки значения параметров растительности и факторов среды в выделенных нами зонах: у ствола (ствол), под кроной (крона), под краем кроны (край), вблизи от края кроны (фон-край) и на лугу (фон).

Первой задачей анализа мы посчитали определение границ фитогенных полей. Для большинства видов растений условия, создаваемые елью, неблагоприятны. Поэтому даже если вид встречается в подкроновом пространстве, его проективное покрытие от ствола к лугу увеличивается. Казалось бы, границей фитогенного поля следует считать площадку, на которой его покрытие достигает максимума. Однако на лугу проективное покрытие каждого вида варьирует, наравне с максимальными может иметь низкие и нулевые значения. По этой причине мы приняли за максимум (оптимум) верхний квартиль, найденный для всего ряда значений проективного покрытия данного вида на трансекте, и вычислили его ошибку (Юл, Кендел, 1960). Средняя ошибка квартиля $\varphi = 1.36263\frac{\sigma}{\sqrt{n}}$, где σ — среднее квадратическое отклонение всего ряда, n — число не нулевых значений в ряду. Границу фитогенного поля находили следующим образом. В ряду с возрастающими значениями брали первую площадку со значением, равным верхнему квартилю, и последовательно проверяли достоверность отличия от верхнего квартиля значений на предшествующих площадках. Граница находилась на площадке, значение на которой достоверно отличалось от верхнего квартиля. Приведем пример для вида *Veronica chamaedrys*.

№ площадки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	30
П. п., %	1	3	3	0	5	10	10	10	25	40	30	25	1	30	35	25	3	15	45

Верхний квартиль $Xk = 25$, его ошибка $\varphi = 2.4$. Проверяем $t = \frac{Xk - 10}{\varphi} = 6$. Достоверность отличия площадки со значением 10 от верхнего квартиля равна 1. Следовательно, граница фитогенного поля ели по данному виду находится между площадками 8 и 9. Если же вид присутствовал под кроной, а дальше по трансекте отсутствовал, то граница проводилась по последней площадке, на которой вид отмечен. Есть виды растений, для которых эколого-ценотические условия, создаваемые елью, благоприятны, а на лугу они встречались с меньшими проективными покрытиями. В этих случаях мы находили границу фитогенного поля по нижнему

ТАБЛИЦА 2

Границы фитогенных полей для елей по отношению к краю кроны (в метрах) по различным параметрам

		По средней сквозистости	По опаду	По толщине подстилки	По обилию видов растений	По о. п. п.	По высоте видов	Радиус кроны
Все ели	Среднее	2.5	0.6	0.7	0.2	0.6	1.2	3.0
	Минимум	0.7	−0.7	−2.0	−1.7	−2.3	−4.0	1.3
	Максимум	4.3	1.7	4.3	1.7	3.3	3.3	4.6
Группа елей 1	Среднее	2.8	0.5	1.0	0.4	0.6	1.5	3.3
	Минимум	1.7	−0.7	−1.0	−1.0	−2.3	−1.0	2.0
	Максимум	4.0	1.7	4.3	1.7	3.3	3.3	4.6
Группа елей 2	Среднее	2.1	0.3	−0.2	−0.2	0.4	0.5	2.6
	Минимум	0.7	−0.7	−2.0	−1.7	−1.0	−4.0	1.3
	Максимум	4.3	1.7	2.0	1.0	2.6	2.6	4.6

Примечание. о. п. п. — общее проективное покрытие, знак «—» свидетельствует о том, что граница фитогенного поля сдвинута от края кроны в направлении ствола дерева.

квартилю. Аналогично мы определили границы фитогенного поля по другим параметрам (освещенности, толщине подстилки, количеству опада).

Мы посчитали удобным соотнести границы с краем кроны, считая его естественным рубежом. В табл. 2 представлены отклонения границ, определенных по разным параметрам, от края кроны.

Средние границы по проективному покрытию видов практически совпадают с краем кроны, на одну площадку выходя за край. Естественно, в силу эколого-ценотической индивидуальности границы по некоторым отдельно взятым видам сдвинуты как в подкроновое пространство почти до ствола (под елями с высоким прикреплением кроны), так и на 4 м на луг.

По факторам среды, формируемым елью — освещенности (оценивается сквозистостью), толщине подстилки, количеству опада, — зона фитогенного поля, выходящая за край кроны, в 3—12 раз больше, чем определенная по проективному покрытию видов. Это неудивительно и объясняется сравнительно низкой чувствительностью видов (по проективному покрытию) к изменению экологических факторов (Ипатов, Кирикова, 1997). Например, проективное покрытие *Festuca ovina* не меняется при изменении сквозистости полога древостоя на 10 %; изменение толщины опада на 7 мм не влияет на проективное покрытие *Oxalis acetosella*, она также не реагирует на изменение pH на 0.4 (Ипатов, Кирикова, 1997).

На протяженность фитогенного поля, естественно, влияет размер деревьев и плотность кроны. Мы оценили силу влияния дерева по формуле

$$f = \frac{OR(H - h)(100 - \text{скв. ср.})}{100h},$$

где O — окружность, R — радиус кроны, H — высота дерева, h — высота прикрепления кроны, скв. ср. — средняя сквозистость. По величине силы влияния мы разбили деревья на две группы: в первой средняя $f = 145 \pm 18.7$, во второй — $f = 37 \pm 5.6$. Выявленные закономерности оказались те же, что и в среднем по всем деревьям. Различие между первой и второй группой проявилось в том, что у деревьев с большей силой влияния (группа 1) граница фитогенного поля оказалась несколько больше сдвинута за край кроны в сторону луга (табл. 2).

ТАБЛИЦА 3

Изменение параметров видов растений и факторов среды по зонам

Зона		Ствол	Крона	Край	Фон-край	Фон	η^2
Количество видов	*M*	1.0	4.0	7.9	9.8	10.7	0.5
	m	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	
О. п. п.	*M*	3.6	22.6	47.4	69.6	76.2	0.7
	m	0.6	1.7	1.5	0.9	0.4	
Высота видов	*M*	4.9	19.9	34.7	45.3	62.5	0.5
	m	0.9	1.8	1.8	1.5	0.9	
Сквозистость	*M*	23.9	26.0	40.0	67.5	94.6	0.9
	m	0.9	0.6	0.8	1.0	0.3	
Сквозистость в зените	*M*	17.6	20.4	34.1	99.4	100.0	0.9
	m	1.1	0.9	1.2	0.4	0.0	
Толщина подстилки	*M*	12.3	8.9	5.2	3.4	2.9	0.8
	m	0.2	0.2	0.2	0.1	0.0	
Опад ели	*M*	97.5	92.1	69.7	26.6	1.3	0.9
	m	0.8	1.2	2.2	1.8	0.2	

Примечание. *M* — среднее значение, *m* — ошибка среднего, η^2 — корреляционное отношение, о. п. п. — общее проективное покрытие.

В табл. 3 показано, что обобщенные признаки травяного покрова (общее проективное покрытие, высота и количество видов) изменяются в фитогенном поле от ствола к лугу в полном соответствии с изменением факторов среды (связь — η^2 — очень высокая и абсолютно достоверная).

Общую структуру фитогенного поля четко отражает коэффициент детерминации (R^2, где R — коэффициент корреляции) числа видов в разных зонах (табл. 4). Обращает на себя внимание тот факт, что число видов в разных зонах фитогенного поля очень слабо коррелирует с числом видов на фоне.

Все виды растений напочвенного покрова мы разделили на 4 группы по типам реакций на воздействие фитогенного поля ели (рис. 6). 1 — изживание, 54 вида растений; 2 — изживание-адаптация, 13 видов; 3 — адаптация, встречаются только в фитогенном поле, 9 видов; 4 — нейтральные виды, 13 видов.

Принадлежность видов растений к определенной группе отражена в табл. 1. К 1-му типу относятся виды, проективное покрытие которых снижается в направлении от фона к стволу (изживание елью). В большинстве своем это виды луговой группы (Ниценко, 1969), такие как *Dactylis glomerata, Agrostis capillaris, Galium mollugo, Potentilla erecta, Leucanthemum vulgare.* 2-я группа включает виды, проективное покрытие которых достигает наибольших значений вблизи края кроны, а на фоне снижается (изживание-адаптация). Край кроны для них — наиболее благоприятная зона; условия среды здесь не такие экстремальные, как под кроной, и мягче, чем на лугу (влажность, притенение). Преобладают лесные и опушечно-полян-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициент детерминации количества видов по зонам фитогенного поля ели

Зоны	Крона	Край	Фон-край	Фон
Ствол	0.43	0.33	0.16	0.05
Крона		0.47	0.32	0.18
Край			0.63	0.10
Фон-край				0.03

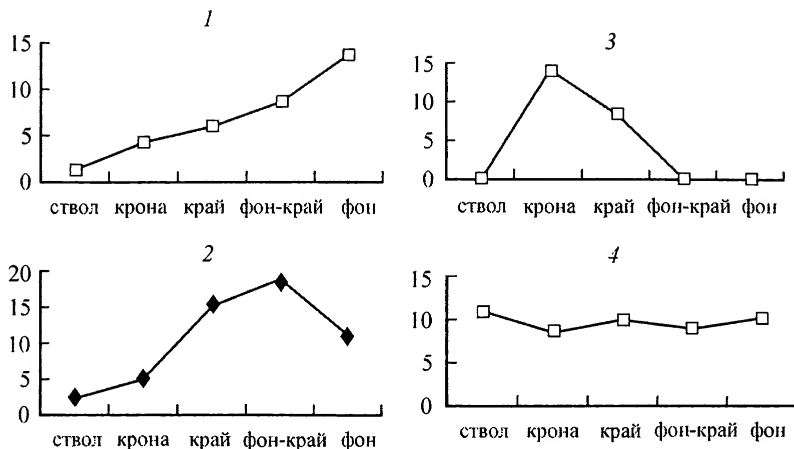


Рис. 6. Типы влияния фитогенного поля ели на виды растительного покрова:

1 — изживание; *2* — изживание—адаптация; *3* — адаптация, вид встречается только в фитогенном поле; *4* — нейтральные виды. По оси абсцисс — положение под кроной; по оси ординат — проективное покрытие вида, %.

ные виды (*Avenella flexuosa*, *Rubus saxatilis, Melampyrum pratense*). К 3-му типу отнесены виды, встреченные исключительно в фитогенном поле ели. Это типичные виды хвойных лесов: *Dryopteris carthusiana, Pteridium aquilinum, Vaccinium myrtillus, Huperzia selago,* в том числе виды еловой свиты *Trientalis europaea* и *Majanthemum bifolium* (Ниценко, 1969), лесной вид *Calamagrostis arundinaceae.* 4-й тип — это нейтральные виды. В пристволовой зоне они отсутствуют, а далее их обилие незначительно и практически не меняется по зонам фитогенного поля и на лугу.

В заключение можно сделать следующие выводы. Ель, являясь мощным эдификатором, сильно трансформирует среду (свет, влага, опад, подстилка) и, таким образом, полностью определяет структуру напочвенного покрова в своем фитогенном поле. В зоне максимального напряжения своего фитогенного поля ель изживает почти все растения напочвенного покрова. Границы фитогенного поля по проективному покрытию видов в среднем мало удалены от края кроны, хотя по факторам среды, особенно по освещенности, зона фитогенного поля выходит далеко за край кроны. Выделены 4 типа реакций видов на воздействие фитогенного поля ели: изживание, изживание-адаптация, адаптация, нейтральные виды.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.

Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 91 с.

Ипатов В. С. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе // Бот. журн. Т. 92. 2007. № 2. С. 1086—1131.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. Н. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. Т. 64. 1979. № 11. С. 1615—1624.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Строение кроны ели в связи с изучением ее фитогенного поля // Вестн. ЛГУ. 1990. № 10. С. 38—43.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997. 316 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies (Pinaceae)* в зеленомошных сосняках // Бот. журн. Т. 86. 2001. № 5. С. 94—103.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. Т. 54. 1969. № 7. С. 1002—1014.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.

Цыганов Д. Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М., 1976. 59 с.

Уранов А. А. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л., 1965. С. 251—254.

Уранов А. А. К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М., 1968. С. 183—208.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Юл Д. Э., Кендэл М. Д. Теория статистики. Госстатиздат ЦСЧСССР. М., 1960. 316 с.

SUMMARY

Ecological field of single spruce trees in greenmosses pine forest and in dry meadows are investigated in the southern Karelia and in the north-western Leningrad Region. The transformation of ecological factors (light, temperature, passing of precipitations by a canopy, power and humidity of soil horizons) by the spruce is studied. An original formula involving various tree parameters is used for the evaluation of each tree influence degree. It is shown that the spruce influence on other plants regularly decreases with increasing the distance from the trunk. The ecological field boundaries on the base of species cover are not far removed from the canopy edge; however, according to environmental factors, especially the light, the ecological field goes out far beyond the canopy edge. Four types of plant species reaction on the ecological field influence are distinguished: displacement, displacement-adaptation, adaptation, neutral type. Displacement is the commonest form of interactions, typical of more than a half of the species studied.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1

© **Н. Н. Цвелёв**

ЗАМЕТКА О РОДЕ *DANTHONIASTRUM* (*POACEAE*)

N. N. TZVELEV. A NOTE ON THE GENUS *DANTHONIASTRUM* (*POACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 08.09.2008

Приводится очень краткий обзор рода *Danthoniastrum* с 4 видами, распространенными в горах Балканского п-ова и Кавказа. Описан новый вид — *D. kolakovskyi* Tzvel. из Абхазии и Болгарии (Родопские горы).

Ключевые слова: *Danthoniastrum, Poaceae.*

Род *Danthoniastrum* (Holub) Holub был выделен в качестве самостоятельного рода из рода *Helictotrichon* Bess. лишь в 1958 г. выдающимся чешским ботаником J. Holub в составе одного вида — *D. compactum* (Boiss. et Heldr.) Holub, описанного из южной Греции (горы Тайгет на п-ове Пелопоннес). В синонимы к нему был отнесен еще один описанный из Далмации (ныне Хорватия) вид — *Avena neumayeriana Visiani*. В 1982 г. был описан еще один вид — *D. brevidentatum* H. Scholz. из северной Албании (горы Проклетие).

Danthoniastrum сходен с *Helictotrichon* плотнодерновинной жизненной формой, жесткими щетиновидными листьями, коленчато согнутой остью нижних цветковых чешуй и густоволосистой завязью, но отличается немногоколосковыми общими соцветиями, длинноволосистыми в нижней половине и более глубоко рассеченными нижними цветковыми чешуями, а также 3 (а не 2) хорошо развитыми лодикулами, что позволило не только отнести его к олиготипной подтрибе *Duthieinae* Potztal, но и объединить с монотипным мексиканским родом *Metcalfia* Conert (Clayton, Renvoize, 1986 : 122), с чем трудно согласиться. Несмотря на большое сходство в строении колосков, *Metcalfia mexicana* (Scribn.) Conert отличается от *Danthoniastrum* длинными и узкими многоколосковыми метелками, кожистыми нижними цветковыми чешуями со значительно более развитым заостренным каллусом, очень жесткими, сильно шероховатыми снизу (снаружи) и коротковолосистыми сверху листовыми пластинками, толстоватыми и жесткими корнями и более крупными общими размерами растения, что при наличии такого большого разрыва между ареалами мы считаем достаточным для признания самостоятельности обоих этих родов. В последнее время (Soreng et al., 2003 : 13) вся подтриба *Duthieinae* переведена в трибу *Stipeae* Dumort., с чем мы также не согласны. На наш взгляд, правильнее считать эту подтрибу наиболее примитивной в трибе *Poeae* R. Br. и наиболее близкой к подтрибе *Aveninae* C. Presl.

В своем узком объеме род *Danthoniastrum* имеет ареал, состоящий из немногих удаленных друг от друга участков, что свидетельствует о его значительной древности: Хорватия, Черногория, Албания и прилежащая к ней часть бывшей Югосла-

вии (Косово), Родопские горы в Болгарии, горы южной Греции и Абхазия (Бзыбский и Гагринский хребты). Повсюду он связан с обнажениями известняка и близких к нему пород, что характерно и для многих других реликтовых видов, например видов секции *Pseudoroegneria* Nevski рода *Elytrigia* Desv. H. Scholz (1982 : 47) указывает его еще для Турции, хотя в последней «Flora of Turkey» (Vol. 9, 1985) он отсутствует. Вполне естественно, что на отдельных обособленных участках ареала этого рода можно предположить существование близкородственных видов — эколого-географических рас, из которых греческая — *D. compactum* — является типом рода.

Албано-косовская раса отличается от типовой более короткими и почти лишенными острий зубцами нижних цветковых чешуй и очень многочисленными в дерновине вегетативными побегами, с более узкими (0.2—0.5, а не 0.4—0.8 мм шир.) листовыми пластинками и очень короткими (0.2—0.5, а не 0.3—1 мм дл.) язычками. Ей принадлежит название *D. brevidentatum*. Сравнение кавказских экземпляров с греческими показало их большое сходство в строении колосков и ширине листовых пластинок. Однако язычки листьев вегетативных побегов у них оказались более длинными и с меньшим количеством ресничек, чем у греческих экземпляров, что позволяет описать их в качестве особого вида — *D. kolakovskyi*. Существенных отличий болгарских образцов от этого вида мы не обнаружили. Единственный образец в Гербарии LE из Хорватии, возможно являющийся изотипом *Avena neumayeriana*, по ширине листьев и длине язычков очень сходен с *D. compactum* s. str., но более короткими зубцами нижних цветковых чешуй он более сходен с *D. brevidentatum*. По-видимому, его лучше принимать за особый вид — эколого-географическую расу, представленную в Гербарии LE также из Черногории.

Таким образом *D. compactum* в прежнем объеме делится на 4 очень близких вида с обособленными ареалами, из которых *D. brevidentatum* и *D. kolakovskyi* наиболее отличаются друг от друга, а 2 остальных вида занимают промежуточное положение между ними. Ниже приводится очень краткий обзор этих видов. Все они приурочены к известняковым скалам и каменистым склонам в верхнем и среднем горных поясах. Перечисленные ниже образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Род *Danthoniastrum* (Holub) Holub, 1970, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 5 : 435; Цвел., 1976, Злаки СССР : 250. — *Helictotrichon* Bess. subgen. *Danthoniastrum* Holub, 1958, in Klastersky et al., Ph. M. Opiz u. seine Bedeut. fur Pflanzentax. : 124. — *Metcalfia* auct. non Conert: Clayton, Renvoize, 1986, Gen. Gram. : 122, p. p.

1. **Danthoniastrum kolakovskyi Tzvel. sp. nov.**

Planta perennis, dense caespitosa, 15—35 cm alta. Folia radicalia numerosa, laminis complicatis, 0.4—1 mm in diam., setaceis, extra glabris et laevibus, intra secundum costis valde elevatis minute scabris, vaginis glabris, ligulis 1.3—2 mm lg., apice obtusiuculis, vix ciliolatis. Paniculae racemiformes, 2—5-spiculatae, pedunculis 1—5 mm lg., scabriusculis. Spiculae 12—18 mm lg., 5—9-florae. Lemmata in dimidio inferiore plus minusve pilosa, apice bilobata, lobis sat longe acuminatis, inter lobos arista geniculate curvata. Paleae secus carinas minute scabrae. Antherae 4—5 mm lg.

Typus: «Herb. fl. URSS N 3203. Abchazia, distr. Gudauty, in jugo Bzybico in pascuis alpinis Tagidzhi-itara, in lapidosis, 1900—1950 m, 4 VIII 1935, leg. A. Kolakovsky».

Affinitas. A specie proxima. — *D. compactum* (Boiss. et Heldr.) Holub ligulis longioribus vix ciliolatis differt.

Species in honorem florae Abchaziae investigatoris excellentis et speciei collectoris — A. N. Kolakovsky nominatur.

Многолетнее плотнодерновинное растение 15—35 см выс. Прикорневые листья многочисленные, с пластинками вдоль сложенными, 0.4—1 мм в диам., щетиновидными, снаружи голыми и гладкими, внутри вдоль сильно выступающих ребер мельчайше шероховатыми, с гладкими влагалищами, с язычками 1.3—2 мм дл., на верхушке туповатыми и едва мельчайше реснитчатыми. Метелки кистевидные, с 2—5 колосками на слабо шероховатых ножках 1—5 мм дл. Колоски 12—18 мм дл., с 5—9 цветками. Нижние цветковые чешуи в нижней половине более или менее волосистые, на верхушке двулопастные, с лопастями, оттянутыми в довольно длинные острия, между лопастями с коленчато согнутой остью. Верхние цветковые чешуи вдоль килей мельчайше шероховатые. Пыльники 4—5 мм дл.

Тип: «Абхазская АССР, Гудаутский р-н, Бзыбский хр., пастбище Тагиджиитара, на сухих каменистых и щебнистых местах, 1900—1950 м. 4 VIII 1950, собр. А. Колаковский.» — LE (cum isotypo).

Paratypi (паратипы). Абхазия: «На вершине горы Дзышра Бзыбского хребта, 21 VII 1929, Ал. и Ан. Федоровы»; «Долина р. Геги, гора Пшегишха, сев. склон, 1800 м, известняки, 1 VIII 1930, П. Панютин; там же, скалистые осыпи около гребня хребта, 1900 м, 1 VI—II 1930, он же»; «Бзыбский хр., скалы Абажо, 1800 м, 10 VIII 1930, С. Петяев»; Гагринский хр., гора Арбика, в альпийском поясе, 5 VIII 1934, М. Сахокия; Бзыбский хр., гора Дзышра, сев. склон ниже перевала, 27 VII 1935, В. Малеев; distr. Gudauty, inter pasq. alp. Zon et m-te Dzyschra, 2200—2450 m, 22 VII 1955, A. Kolakovsky; гора Пшегишха, 2000—2100 м, 2 VIII 1991, С. Читанава. — Болгария: Pl. Bulgar. Exsicc., Cent. 6, N 510, M. Slavjanka, in saxosis herbosis l. d. Parilski dol, ad ca. 1100 m s. m., 15 VII 1957, leg. V. Velčev, S. Petrov, S. Gančev.

Родство. От наиболее близкого вида — *D. compactum* — отличается более длинными язычками листьев с немногими очень мелкими ресничками.

Вид назван в честь выдающегося исследователя флоры Абхазии и коллектора вида А. Н. Колаковского.

2. *D. compactum* (Boiss. et Heldr.) Holub, 1970, l. c. : 436; Цвел. 1976, цит. соч. : 251. — *Avena compacta* Boiss. et Heldr. 1846, in Boiss. Diagn. Pl. Or., ser. 1, 7 : 122. — *Danthonia compacta* (Boiss. et Heldr.) Grossh. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 217. — *Helictotrichon compactum* (Boiss. et Heldr.) Henr., 1940, Blumea, 3 : 430. — *Metcalfia compacta* (Boiss. et Heldr.) Clayton, 1985, Kew Bull. 40, 4 : 728.

Specimina examinata (изученные образцы). Греция: T. Pichler, Pl. Graeciae exsicc., Morea, in fiss. mts. Taygetos, 6, 76, 1300 m (с дублетом); in summis jugis Taygeti, VII 1844, d. Heldreich (с дублетом; вероятно, изотипы); Taygetos suppl., VIII 1844, d. Heldreich (с дублетом).

3. Danthoniastrum neumayerianum (Visiani) Tzvel. comb. nov. — *Avena neumayeriana* Visiani, 1852, Fl. Dalm. 3 : 339.

Specimina examinata (изученные образцы). Хорватия: Fl. Dalmatica, in mont. Ovien et Bilogon, (mis.) Visiani (возможно, изотип вида). — Черногория: Iter Albanicum (Montenegricum) sextum, in praeruptis summis, Medjurecka planina versus finy Turcinum distr. Primorija, 15 VI 1898, A. Baldacci; Pl. Balcan. Exsicc. Flora Montenegrina, in alpinis mts. Jastrebicz, 6 VIII 1905, leg. Adamovic.

4. *D. brevidentatum* H. Scholz, 1982, Willdenowia, 12 : 47.

Typus (тип): Albania, Nordalbanische Alpen (Prokletija), Theti, Weg von Qafa e Pejes zum Gropa e Bukur, 1600—1700 m, 24 VII 1959, N 4209, F. K. Meyer (JE, non vidi).

Specimina examinata (изученные образцы): Албания: Iter Albanicum quintum N 231, in rupestribus descensu m. Sojit distr. Icutan, 25 VII 1897, A. Baldacci; Iter Albanicum septimum N 148, in rupestribus, fl. Cem distr. Hoti, 12 VII 1900, A. Baldacci. — Косово: Herb. Univ. Belgrad., Berbiscus, in fauce Rudovska Klisma prope opp. Peč, VI 1923, leg. Soiko.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Clayton W. D., Renvoize S. A. Genera Graminum. London, 1986. 390 p.

Holub J. New names in Phanerogamae 1 // Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1970. Vol. 5. P. 435—441.

Scholz H. Eine neue Danthoniastrum-Art (Gramineae) aus Albanien // Willdenowia, 1982. Bd 12. S. 47—49.

Soreng R. J. et al. Catalogue of New World Grasses (*Poaceae*): IV. Subfamily *Pooideae* // Contrib. Unit. Stat. Nat. Herb., 2003. Vol. 48. 730 p.

SUMMARY

The genus *Danthoniastrum* (Holub) Holub comprises 4 closely related species occurring in the mountains of Balkan Peninsula and the Caucasus. A new species from the Caucasus and Bulgaria — *D. kolakovskyi* Tzvel. — is described.

УДК 582. 736 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© **В. Н. Белоус,[1] А. П. Лактионов[2]**

НОВЫЙ ВИД *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

V. N. BELOUS, A. P. LAKTIONOV. A NEW SPECIES OF *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) FROM THE NORTH-WEST COAST OF THE CASPIAN SEA

[1] Ставропольский государственный университет
355009 Ставрополь, ул. Пушкина, 1
E-mail: viktor_belous@bk.ru
[2] Институт экологии Волжского бассейна РАН, Лаборатория фитоценологии
445002 Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: alaktionov@list.ru

Поступила 29.05.2008
Окончательный вариант получен 10.10.2008

Описан новый вид астрагала из Северо-Западного Прикаспия: *Astragalus sytinii* V. Belous et A. Laktionov (sect. *Paracystium* Gontsch.). Приводятся сведения об его экологии, географическом распространении и родстве.

Ключевые слова: новый таксон, *Astragalus* L., sect. *Paracystium* Gontsch. *Fabaceae*.

Astragalus lasiophyllus Ledeb. как новый для флоры Ставрополья и Кавказа вид впервые был указан О. Н. Дубовик и Д. С. Дзыбовым (определен О. Н. Дубовик). Обнаружен новый вид «в 1978—1981 гг. в крайней северо-восточной части Ставро-

польского края, в 1 км юго-восточнее районного центра с. Арзгир (90 м над ур. м.)» (Дубовик, Дзыбов, 1990). Он вошел в число редких и исчезающих растений флоры Ставрополья, подлежащих охране (Кононов и др., 1986). Под этим же названием вид вошел в ряд работ и сообщений (Белоус, 1995, 1999, 2000, и др.), а также в Красную книгу Ставропольского края (2002) со статусом 2 (V) как уязвимый вид.

При детальном изучении найденных образцов астрагала из родства с *A. lasiophyllus* среднеазиатской, по преимуществу, секции *Paracystium* были заметны особенности, которые не укладывались в рамки признаков *A. lasiophyllus* во «Флоре СССР» (Гончаров, 1946) и «Флоре Казахстана» (Гамаюнова, Фисюн, 1961). Иллюстрации *A. lasiophyllus* в указанных «Флорах» также не соответствовали исследуемому виду. Различия касались количества пар листочков, длины цветоносов, числа цветков в соцветии, цвета венчика и др. Соображения по этому поводу тогда вошли в небольшую работу (Белоус, 1997), где автор выдвинул тезис о том, что при дополнительном изучении в природе морфологии и географии вида удастся окончательно определиться в видовой самостоятельности приманычской популяции этого критического вида.

Предпринятые авторами настоящей статьи поиски этого редкого астрагала позволили выявить еще несколько новых местонахождений вида на территории Ставрополья (Белоус, 2003, 2006) и в соседних с краем районах (Белоус, Шмараева, 2005). В последние годы вид был найден также в Енотаевском и Черноярском районах Астраханской обл. (сборы А. П. Лактионова, В. Е. Афанасьева, Ю. Е. Алексеева, Н. М. Решетниковой, 2007).

С западных склонов Ергеней (в пределах Ростовской обл.) был описан другой, из близкого родства к нашему виду, *A. ergenensis* Kamelin et Sytin (Камелин, Сытин, Шишлова, 2003). Границы между ними и ширина зоны интерградации остаются пока неясными и требуют использования современных методов систематики.

Нам представляется, что морфологические и географические особенности нашего приманычско-ергенинско-нижневолжского вида являются либо близкими, либо промежуточными между *A. lasiophyllus* и *A. ergenensis*. Это позволяет рассматривать его как отдельный таксон в ранг вида, описываемого в настоящей работе.

Astragalus sytinii V. Belous et A. Laktionov sp. nov.

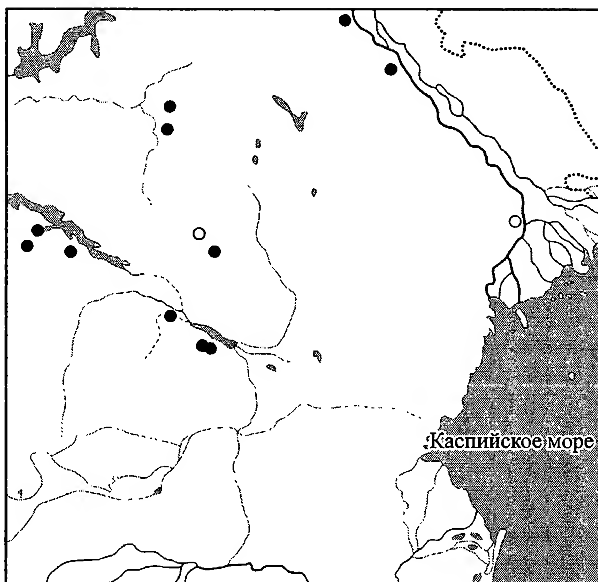
Suffruticulus ramosus caulibus perennibus (trunculis) lignosis, oblique dispositis caulibusque anni currentis numerosis, anisotropis, 7—9(15) cm longis. Caules hornotini pilis bicuspidatis appressis dense pubescentes. Caules perennes rhytidomate cinereo vestiti. Stipulae triangulari-lanceolatae, cum petiolo partim connatae, aliquatenus recurvatae, 2—3 mm longae, pilis albis subtus pubescentes. Folia 6—8(10) cm longa petiolo 1—2 cm longo incluso; foliola (6)8—10(11)-juga, ab oblongis et lineari-obovatis ad elliptica, 5—7 mm longa, 1—2 mm lata, supra glabra, subtus et margine superiore pilis albis pubescentia. Inflorescentiae 6—10(11)-florae, anthesis initio densae (ad 2 cm longae), corymbosae, post anthesin paulum elongatae; pedunculi 4—6(8) mm longi, in parte inferiore pilis albis appressis pubescentes, in parte superiore pilis nigris admixtis albus pubestentes. Bracteae membranaceae, triangulari-lanceolatae vel lanceolatae, extra pilis nigris pubescentes, intus glabrae, 2—3 mm longae, pedicellis aequales vel paulo longiores. Calyx tubulosus leviter oblique truncatus, 13—14 mm longus, legumine dirumpens, latere abaxiali transversalique pilis bicuspidatis nigris (raro admixtis pilis albis) pubescens, latere adaxiali pilis plerumque albis pubescens; dentes calycini 3—4 mm longi, pilis

nigris pubescentes. Corolla pallide flavescens; vexillum 20—21 mm longum, 8 mm latum, lamina obovata, apice emarginata, in parte posteriore (2/5) auriculata, basi in unguem angustum filiformem lamina 2.3-plo breviorem abrupte angustata; alae 18—19 mm longae, lamina oblonga, apice inaequilateraliter emarginata, ungue duplo brevior; carina 16—17 mm longa ungue 12 mm longo inclusa. Pistillum 15—16 mm longum; ovarium 28—30-ovulatum, lineare, 5—6 mm longum, pilis albis appressis pubescens. Lagumen vesicarie inflatum, lateraliter paulum compressum, oblique ovato-ellipticum, 20—23 mm longum, 8—13 mm latum, pilis albis longis patentibus anisotomis dense pubescens, valvis membranaceis, stipite 2—2.5 mm longo. Semen concolor, badium, irregulariter reniforme, 2.5—3 mm longum, 1.8—2 mm latum.

Typus: Ciscaucasia, prov. Stavropol, distr. Apanasenka, ad boreali-orientem ab pago Manychskoye, vallicula Kista, 30 IV 1991, V. Belous (LE).

Affinitas. A *Astragalus lasiophyllo* Ledeb habitu (plantae nostrae diffusae, nec caespitulos formantes), pedunculis longioribus (folia superantibus vel aequilongis), inflorescentiis 6—11-floris (nec 2—5-floris), corollis pallide flavescentibus (nec pallide lilacinis), ovariis 28—30-ovulatis (nec 40—60-ovulatis) differt. A *Astragalo ergenensis* Kamelin et Sytin habitu (suffruticulus, nec herba perennis), foliolis persistentibus 6—11-jugis (nec 5—8-jugis) differt.

Ветвистый полукустарничек с деревянистыми, косо вверх направленными многолетними побегами (стволиками) и многочисленными анизотопными побегами текущего года, 7—9(15) см дл.; годичные побеги густо опушенные двуконечными прижатыми волосками, многолетние — покрытые пепельно-серой коркой. Прилистники, треугольно-ланцетные, частично сросшиеся с черешком, отчасти отогнутые книзу, 2—3 мм дл., опушены снизу белыми волосками; листья 6—8(10) см, в том числе черешок 1—2 см дл., рахис листа опушенный белыми волосками; листочки (6)8—10(11) парные, от продолговатых и линейно-обратнояйцевидных до эллиптических, на верхушке закругленные или притупленные, 5 мм дл., 1—2 мм шир., сверху голые, снизу и по верхнему краю опушенные белыми двуконечными оттопыренными волосками. Соцветия 6—10(11)-цветковые, вначале цветения плотные (до 2 см дл.) щитковидные, по отцветании слабо удлиняющиеся; цветоносы 4—6(8) см дл., в базальной части опушенные белыми прижатыми волосками, в апикальной — черными с примесью белых волосков; прицветники пленчатые, треугольно ланцетные или ланцетные, опушенные снаружи черными волосками, изнутри голые, 2—3 мм дл., равные или немного длиннее цветоножек. Венчик бледно-желтоватый; чашечка трубчатая, слабо кососрезанная, 13—14 мм дл., разрывается бобом, с абаксимальной стороны и с боков опушенная двуконечными черными (редко с примесью белых) волосками, адаксиальная часть чашечки опушена преимущественно белыми волосками; зубцы чашечки линейные, 3—4 мм дл., черноволосистые; флаг 20—21 мм дл., 8 мм шир., пластинка обратнояйцевидная, на верхушке с выемкой, в нижней (2/5) части с ушками, в основании внезапно суженная в узкий нитевидный ноготок, больше которого в 2.3 раза; крылья 18—19 мм дл., пластинка их продолговатая, на верхушке слабо неравнобоко выемчатая, в 2 раза короче ноготка; лодочка 16—17 мм, в том числе ноготок 12 мм дл. Пестик 15—16 мм дл., завязь линейно вытянутая, опушенная прижатыми белыми волосками, 5—6 мм дл., с 28—30 семяпочками. Бобы на ножке 2—2.5 мм дл., пузыревидно вздутые, слегка сдавленные с боков, косояйцевидно-эллиптические, 20—23 мм дл., 8—13 мм шир., с перепончатыми створками, густо опушенные белыми неравнодвуконечными длинными оттопыренными волосками. Семена одноцветные, коричнево-каштановые, неправильно почковидные, 2.5—3 мм дл., 1.8—2 мм шир.



Распространение *Astragalus sytinii* V. Belous et A. Laktionov на территории Северо-Западного Прикаспия.

Родство. Описываемый новый вид близок к *A. lasiophyllus* Ledeb. и *A. ergenensis* Kamelin et Sytin. От *A. lasiophyllus* отличается габитуально (наши растения раскидистые, а не в виде «некрупных дерновинок»); более длинными цветоносами, равными или превышающими листья; количество цветков в соцветиях (6—11, а не 2—5); бледно-желтоватым, а не бледно-лиловым венчиком; количеством семяпочек (28—30, а не 40—60). От *A. ergenensis* отличается полудревесной жизненной формой (полукустарничек, а не многолетняя трава); неопадающими листочками и количеством их пар (6—11, а не 5—8).

Тип: Предкавказье, Ставропольский край, Апанасенковский р-н, к северо-востоку от с. Манычское, балка Киста, 30 IV 1991, В. Белоус; (LE); Isotypus (MW).

Паратипы: Предкавказье, Ставропольский край, Апанасенковский р-н, 9 км северо-восточнее с. Манычское, балка Киста, близ впадения балки в Маныч, 13 V 1994, В. Белоус (SPI); Апанасенковский р-н, окр. пос. Новорагулинский, балка Рагули, в 1 км от земляной дамбы, 10 V 1997, id. (SPI); Апанасенковский р-н, к северо-западу от с. Дивное, балка Горькие Маки, 2 V 2002, id. (SPI); Апанасенковский р-н, окр. с. Белые Копани, вдоль балки Дунда, 17 VI 1992, В. Белоус, В. Федосов (SPI); Арзгирский р-н, к юго-востоку от с. Арзгир, 9 VI 1981, Д. Дзыбов, Л. Горохова (SBG); Арзгирский р-н, к северо-востоку от с. Арзгир, высотки вдоль балки Чограй, 21 IV 1994. В. Данилевич (SPI). Юго-восточная часть России, Ергени, Калмыкия, 15 км восточнее Элисты, восточный макросклон Ергеней, степь, 5 VII 1987, В. Бочкин и др. (MHA); Ростовская обл., Заветнинский р-н, между с. Кичкино и хутором Андреев, правый берег р. Амта, 190—195 м над ур. м., 20 V 2004, В. Белоус (SPI, RWBG); Заветнинский р-н, в 2—3 км к северо-востоку от с. Киселевка, балка Акшибай, 22 V 2004, id. (SPI, RWBG); Астраханская обл., Енотаевский р-н, в 5 км к северо-западу от с. Енотаевка, правый берег р. Волги, 1 V 2007, А. Лактионов, В. Афанасьев, Ю. Алексеев, Н. Решетникова (LE, AGU); Черноярский р-н, в 5 км к ЮВ от с. Соленое Займище, 5 V 2007, А. Лактионов (LE, AGU). Енотаевский р-н, с. Ветлянка, 1934, М. Александрова (LE).

Вид назван в честь исследователя и знатока флоры астрагалов Андрея Кирилловича Сытина.

Произрастает на сухих глинистых склонах крупных степных балок и прирусловых террас р. Волги, аллювиальных отложениях и песках в составе разреженных сухостепных и полупустынных типчаково-полынных сообществ и разреженных группировок.

Лимитирующие факторы распространения: малые по площади и численности изолированные ценопопуляции, сильно фрагментированный ареал, достаточно строгая стенотопность вида, хозяйственное освоение территории, выпас скота. Нуждается в строгой охране среды обитания. Во всех известных местонахождениях необходим контроль за состоянием и численностью популяций.

На наш взгляд, обособление *Astragalus sytinii* как морфолого-физиологического производного *A. lasiophyllus* сопровождалось заселением более мезофитных (чем среднеазиатских) степных экотопов юго-востока Русской равнины и Предкавказья. Вероятно, по литоралям Прикаспийской низменности (северной и северо-западной ее части) во время регрессий Древнего Каспия пролегал на запад один из путей предковых форм *Astragalus sytinii* вместе с другими ксерофитно-пустынными туранскими и арало-каспийскими флороэлементами. Вид закрепился на восточных отрогах Ставропольской и Ергенинской возвышенностях, бывших в Бакинскую трансгрессию Каспия береговой линией западного борта исторического Бакинского моря.

Благодарности

Авторы признательны Д. Д. Соколову (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова) за помощь в составлении латинского диагноза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоус В. Н. Редкие и подлежащие охране виды астрагал флоры Ставрополя и Карачаево-Черкессии. Вопросы экологии и охраны природы Ставропольского края и сопредельных территорий. Ставрополь, 1995. С. 71—74.

Белоус В. Н. Astragalus lasiophyllus Ledeb. (*Fabaceae*) во флоре Предкавказья // Проблемы развития биологии на Северном Кавказе. Ставрополь, 1997. С. 13—15.

Белоус В. Н. Род *Astragalus* L. в гербарии Ставропольского государственного университета // Проблемы развития биологии и химии на Северном Кавказ. Ставрополь, 1999. С. 81—82.

Белоус В. Н. Астрагаловая флора степных комплексов Предкавказья // Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб., 2000. С. 103—104.

Белоус В. Н. Новые данные о распространении охраняемых растений на территории Ставропольского края. Сообщение 1 // Проблемы развития биологии и экологии на Северном Кавказе. Ставрополь, 2003. С. 96—97.

Белоус В. Н. Конспект астрагалов флоры Предкавказья // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия. Ростов-на-Дону, 2006. С. 110—113.

Белоус В. Н., Шмараева А. Н. Секция *Paracystium* рода *Astragalus* (*Fabaceae*) во флоре Восточной Европы // Изучение флоры Восточной Европы: достижения и перспективы. М.; СПб., 2005. 11 с.

Гончаров Н. Ф. Род *Astragalus* L., секция *Paracystium* Gontsch. // Флора СССР. М.; Л., 1946. Т. 12. С. 561—565.

Гамаюнова А. П., Фисюн В. В. Род *Astragalus* L., подрод *Cercidotrix* Bge. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 5. С. 184—299.

Дубовик О. Н., Дзыбов Д. С. Географический анализ видов рода *Astragalus* (*Fabaceae*) Крымско-Новороссийской провинции и их флорогенетические связи // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 170—180.

Камелин Р. В., Сытин А. К., Шишлова А. Н. Новый вид рода с возвышенности Ергени (юго-восток Европейской России) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 114—119.

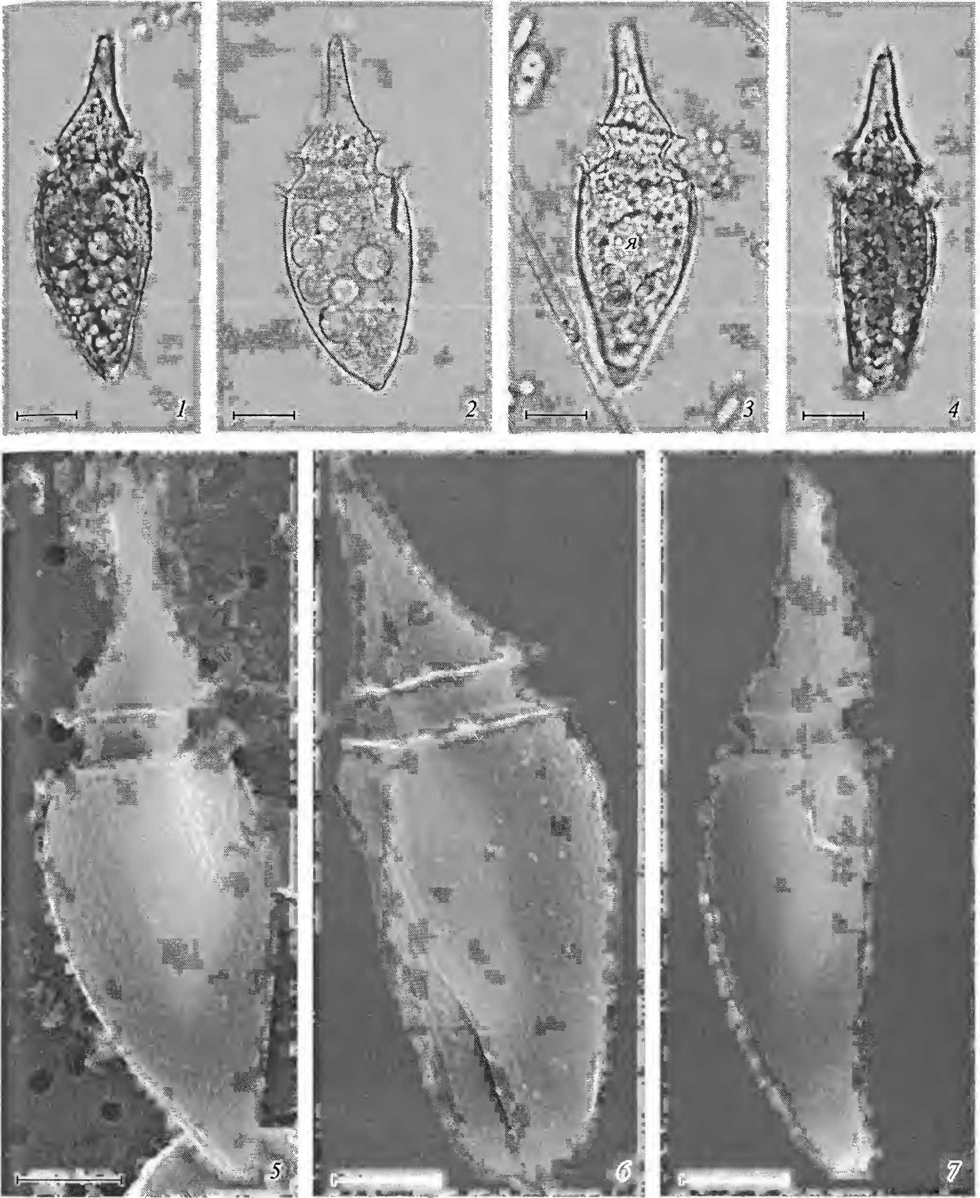


Таблица I. *Oxyphysis oxytoxoides*.

1, *2* — вид клетки с правого бока, с шарообразными бесцветными телами; *3* — вид с левого бока с округлым ядром (*я*) в середине гипотеки; *4* — вид с дорсальной стороны; *5* — вид клетки с правого бока, показывающий ретикуляцию теки; *6* — вид клетки, расходящейся после деления по сагиттальному шву, с левого полубока; *7* — вид клетки с брюшной стороны, показывающий небольшое смещение борозды. *1—4* — СМ; *5—7* — СЭМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

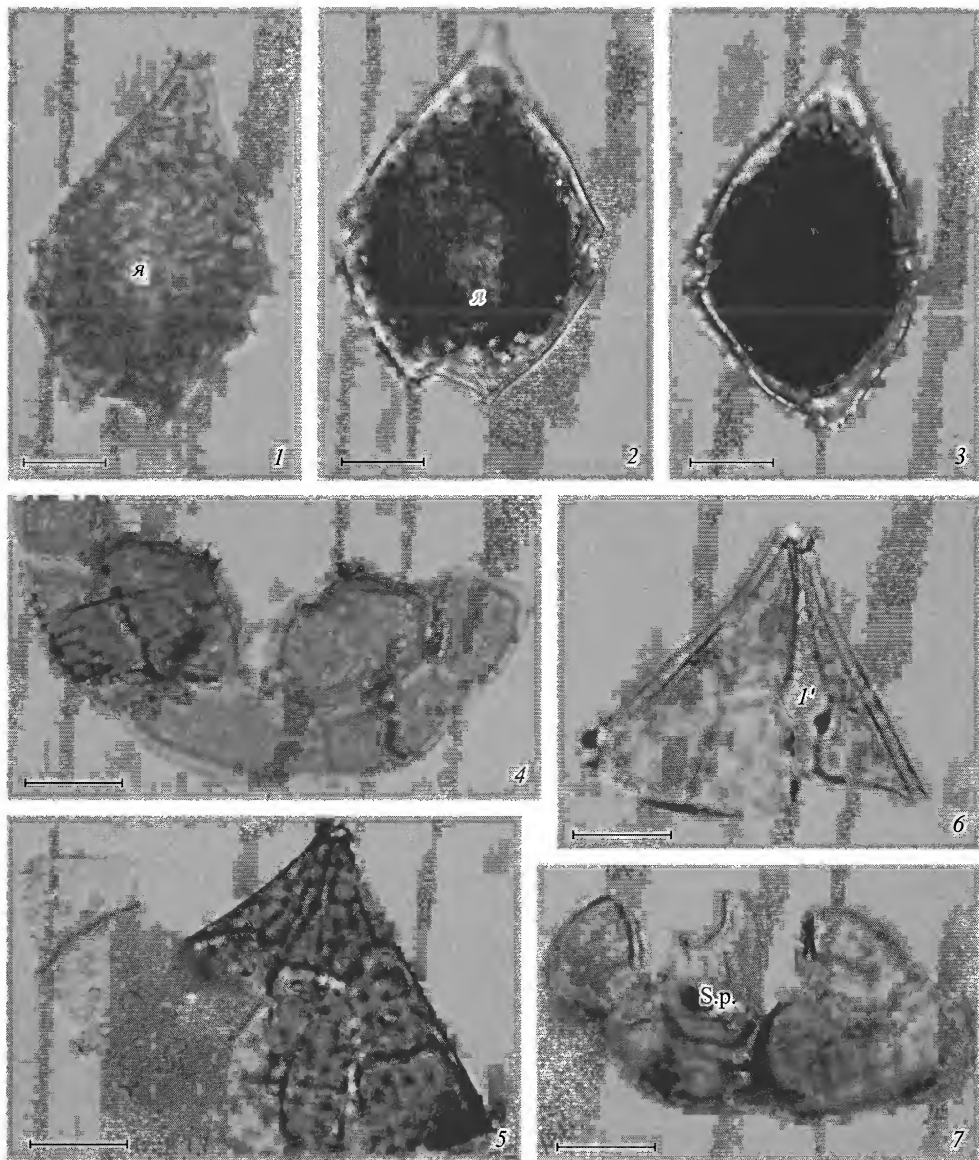


Таблица II. *Scrippsiella spinifera*.

1, *2* — вид клетки с брюшной стороны, показывающий расположение овального ядра (*я*); *3* — форма клетки сбоку; *4* — фрагмент гипотеки с шипами на антапикальных пластинках; *5* — фрагмент эпитеки, показывающий структуру теки в виде пор, окруженных концентрическими кругами; *6* — эпитека с брюшной стороны с ромбической первой апикальной пластинкой (*1'*); *7* — вид гипотеки с брюшной стороны, показывающий форму задней бороздковой пластинки (S. p.) СМ. Масштабная линейка — 10 мкм.

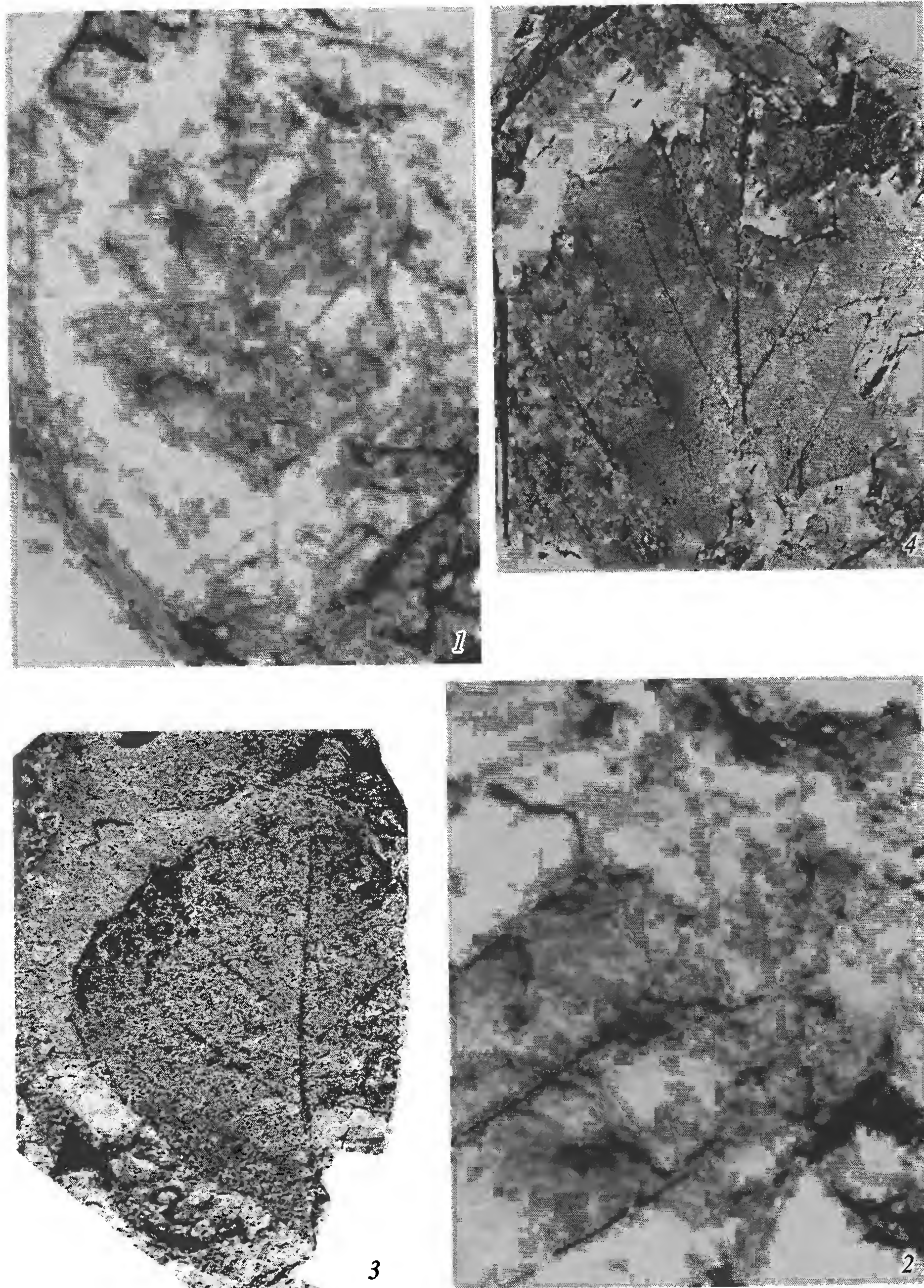
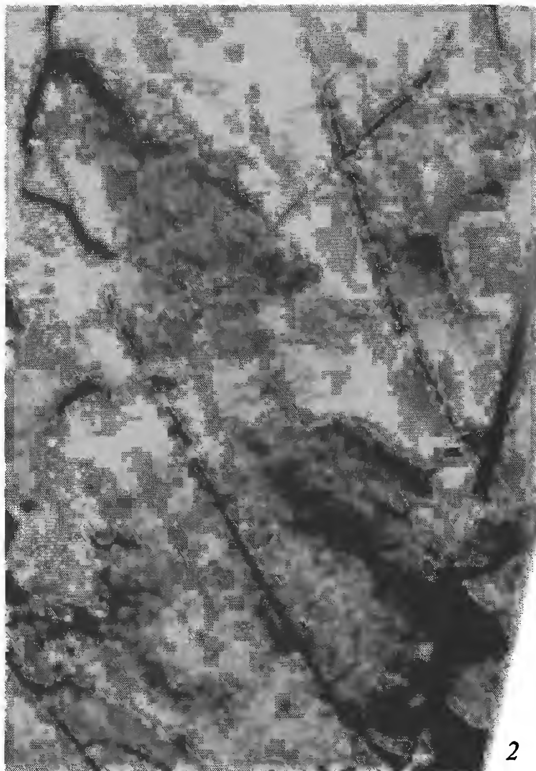


Таблица I. Листья ископаемой *Euptelea zaisanica* (*1—4*) из верхнего эоцена горы Киин-Кериш.
1 — голотип, отп. 5, кол. 998; *2* — то же, фрагмент, ×3; *3* — отп. 68, кол. 998а; *4* — отп. 55, кол. 998а.







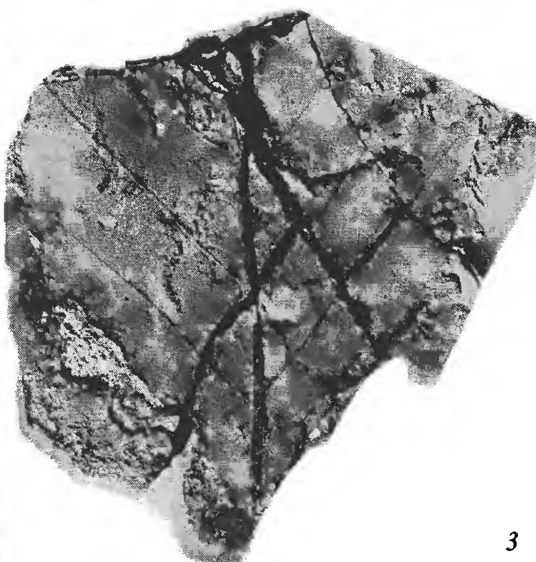


Таблица II. Листья ископаемой *Euptelea zaisanica* из верхнего эоцена горы Киин-Кериш (*1—3*) и сопки Кара-Бирюк (*4*).

1 — отп. 28, кол. 998; *2* — то же, ×3; *3*, *4* — отп. 1А, кол. 998, ×3.

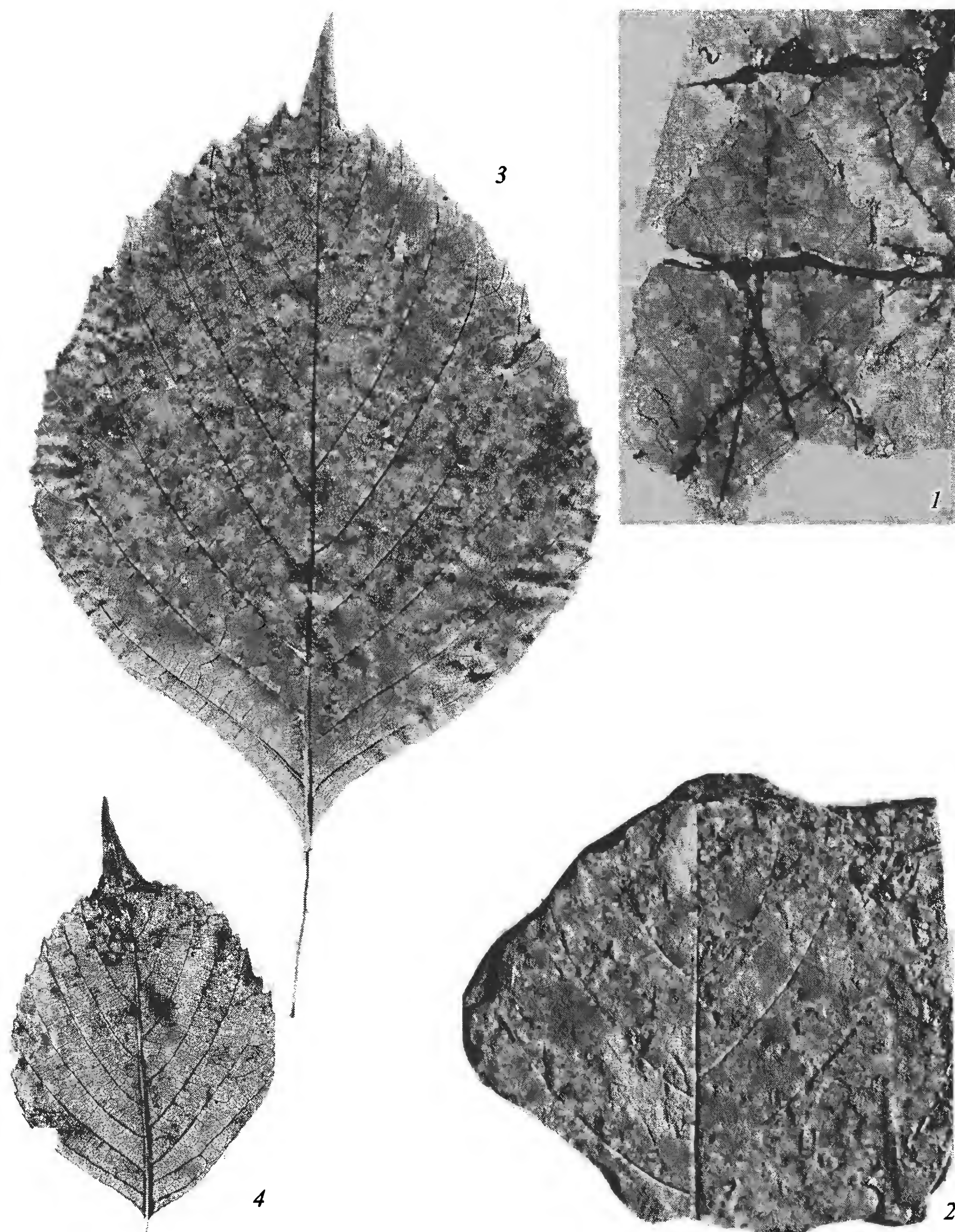


Таблица III. Листья ископаемой *Euptelea zaisanica* (*1*, *2*) из верхнего эоцена горы Киин-Кериш и современной *E. pleiosperma* (*3*, *4*).

1 — отп. 1А, кол. 998; *2* — отп. 43, кол. 987; *3* — Central China, W. Hupeh, N 1048, E. H. Wilson; *4* — China, Sichuan, Leibo County, 23 Aug. 1989, N 0597, Zhao Qing-sheng.

К с. 579

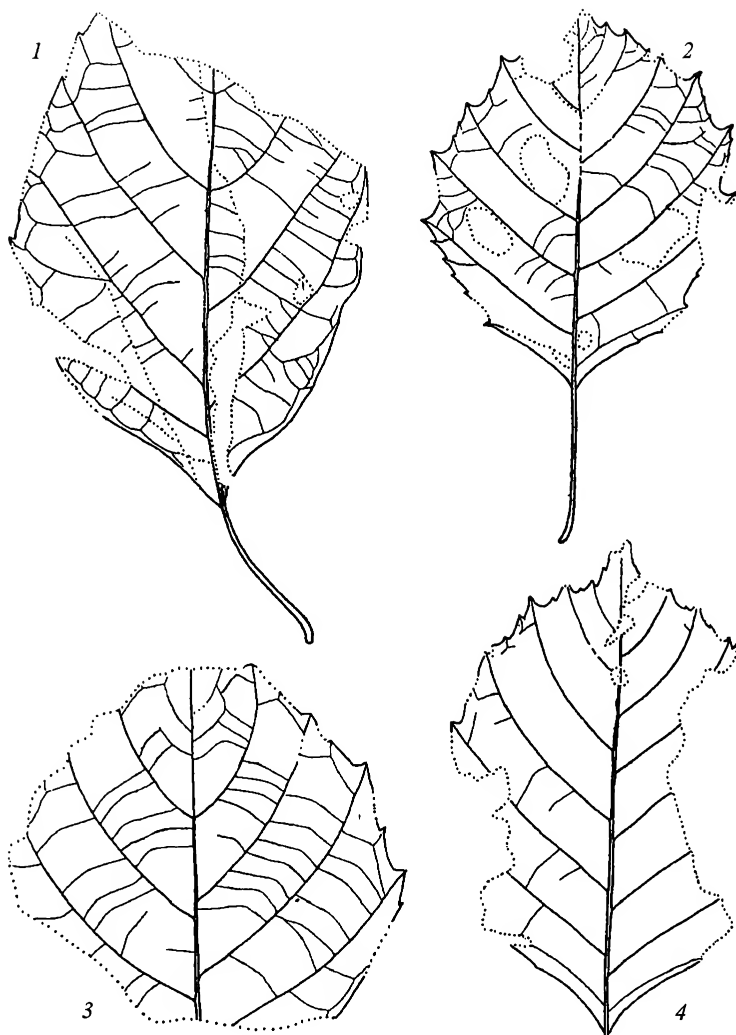


Таблица IV. *Euptelea zaisanica*, верхний эоцен, горы Киин-Кериш, «флора болотного носорога» (*1*, *2*, *4*, *5*) и сопка Кара-Бирюк (*3*) (рис. А. Л. Аверьяновой).

1 — отп. 58, кол. 998а; *2* — голотип, отп. 5, кол. 998; *3* — отп. 43, кол. 987; *4* — отп. 23, кол. 998.

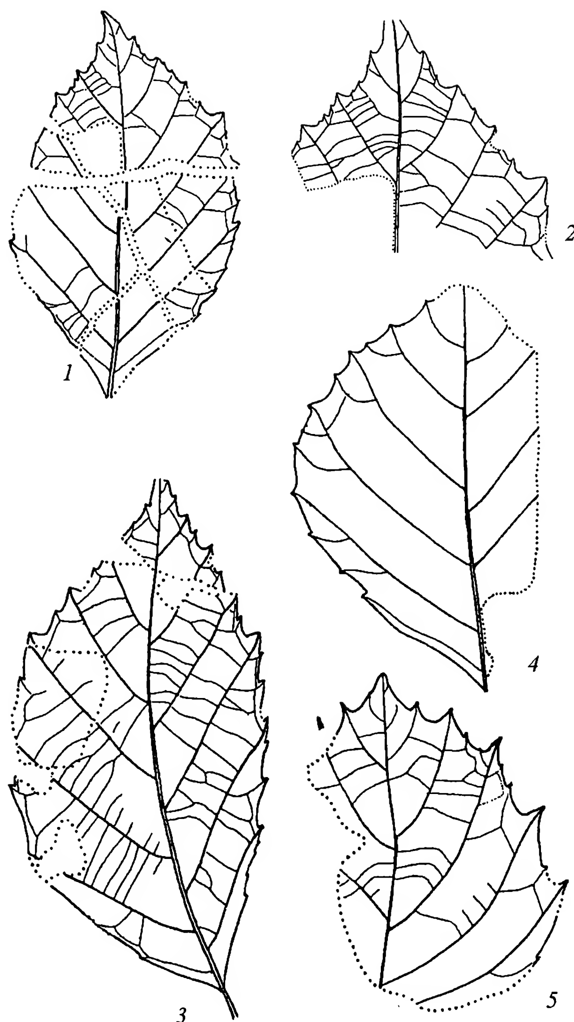
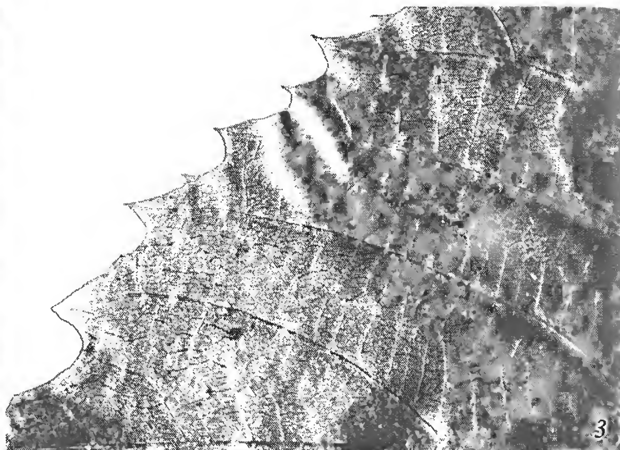


Таблица V. *Euptelea zaisanica*, верхний эоцен, гора Киин-Кериш, «флора болотного носорога» (рис. А. Л. Аверьяновой).

1 — отп. 1А, кол. 998; *2* — то же, ×2; *3* — отп. 28, кол. 998; *4* — отп. 68, кол. 998а; *5* — отп. 56, кол. 998.





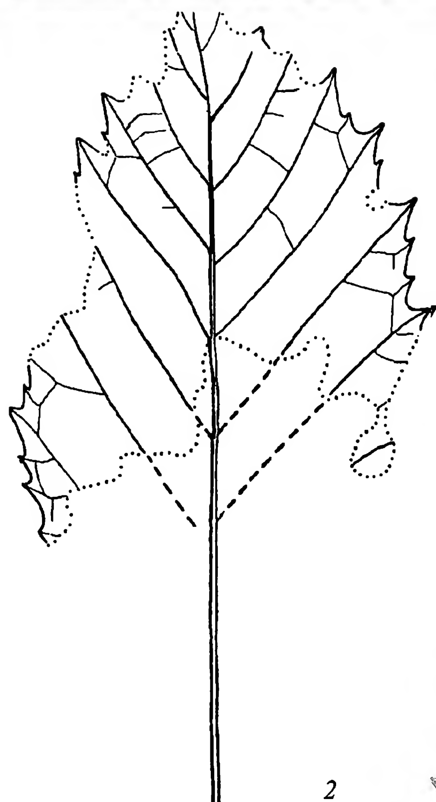






Таблица VI. *Euptelea zaisanica*, верхний эоцен гора Киин-Кериш, «флора болотного носорога» (*1*) и современные *E. pleiosperma* (*2—4*), *E. polyandra* (*5*) (рис. А. Л. Аверьяновой).

1 — отп. 56, кол. 998; *2* — отп. 13а, кол. 998; *3*, *4* — Central China, W. Hupeh, N 1048, E. H. Wilson; *5* — Japonia, ins. Nippon, N 4, A. Tschonoski.

Кононов В. Н., Танфильев В. Г., Дзыбов Д. С. и др. Редкие и исчезающие виды флоры Ставрополья // Растительные ресурсы. Ростов-на-Дону, 1986. Ч. 3. С. 244.

Красная книга Ставропольского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Т. 1. Растения. Ставрополь, 2002. 384 с.

SUMMARY

A new species *Astragalus sytinii* V. Belous & A. Laktionov (sect. *Paracystium* Gontsch.) is described. Data on its ecology, distribution and affinity are given.

УДК (561.672) : 551.781.43 (574.42) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© А. Л. Аверьянова

ИСКОПАЕМЫЕ ЛИСТЬЯ *EUPTELEA* (*EUPTELEACEAE*) ИЗ ПОЗДНЕГО ЭОЦЕНА ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

A. L. AVERYANOVA. FOSSIL LEAVES OF *EUPTELEA* (*EUPTELEACEAE*) FROM THE LATE EOCENE OF THE EASTERN KAZAKHSTAN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 17.06.2008

Даны описание и изображение нового вида *Euptelea zaisanica* (*Eupteleaceae*), установленного по отпечаткам листьев из позднеэоценовой флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан).

Ключевые слова: *Euptelea*, новый вид, ископаемые листья, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина.

Настоящая статья продолжает серию публикаций результатов исследования позднеэоценовой флоры Зайсанской впадины Восточного Казахстана (список предыдущих работ — см.: Аверьянова, 2008).

Euptelea Wilhelm — один из самых архаичных родов подкласса *Hamamelididae*, в настоящее время включает в себя три вида листопадных деревьев, произрастающих в теплоумеренном и субтропическом климате. Данные по его ископаемым остаткам немногочисленны. Впервые в ископаемом виде он был установлен из эоцена Северной Америки по древесине (Scott, Barghoorn, 1955). Позднее были опубликованы данные о находках его пыльцы в палеогене Нижне-Зейской депрессии и Сахалина и в олигоцене Приморья (Громова, 1963 : 451), а D. Mai (1995 : 285) привел его для палеоцен-миоцена Европы и эоцена Северной Америки, без указания, по каким остаткам он там был установлен. Имеются также две находки рода, определенные под вопросом, — это отпечаток плода с территории Украины (миоценовая флора Залесцев) (Czeczottowa, 1951) и два мелких листа из верхнеэоценовой флоры о-ва Такашима близ о-ва Кюсю (Япония) (Matsuo, 1967); плохое качество изображений и отсутствие описания последних не позволяют сравнить их с листьями *Euptelea* из Зайсанской впадины. Описанный нами новый вид основан на первой достоверной находке ископаемых листьев *Euptelea*.

Euptelea zaisanica Iljinskaja et Averyanova sp. nov.

Tabl. I, *1—4*; II, *1—4*; III, *1—3*; IV, *1—4*; V, *1—5*; VI, *1*

Leaves rounded (table I, *1*, drawing 1, *2*), ovate (table III, *2*; IV, *3*; VI, *1*), wide-elliptical (table I, *3; IV, 4*; V, *4*), elliptical (table III, *1*; V, *1*; VI, *1*), rarely narrow-elliptical (table II, *1*; V, *3*), from 6.8 to 10 cm long, 4.1—6.4 cm wide. Base cuneate, with straight or slightly concave sides (table II, *3*), sometimes rounded widely cuneate. Apex acute, fastly narrowing, with somewhat attenuate tip. Margin toothed; teeth are of two types — big and small ones, they appear in 1.5—2.5 cm from the base, rarely higher (up to 3.7 cm). The biggest ones, in which finish sesondary veins, 3 on 2 cm in upper half of leaf and 2 on 2 cm in lower half, 1—3 mm high, acute, with straight, rarely convex basal and straight, more rarely slightly concave or convex apical side; in basal side or sometimes in sinuses between them are situated smaller teeth (1—3 on interval) (table I, *2*; II, *2*; IV, *2*; V, *2*). The sinuses rounded, more rarely angular. The midvein straight, rarely slightly arcuate (V, *3*), 0.8—1.2 mm wide, thinning up to apex. The secondaries 6 pairs (rarely 5 or 7), excluding the pair of thin infrabasal veins, opposite, pairwise approximate or alternate, diverging from midvein at 50—65° (round leaves) or at 45—55° (elliptical leaves), straight, or, mainly in the upper leaf half, arcuate, craspedodromous. The nearest to the margin tertiary bends geniculately and unites with tertiary, diverging from the next secondary, from the place of bending the thin branchlet enters to the small tooth (table II, *2*; IV, *1—4*; V, *2*; VI, *2*). Sometimes, especially in the lower part of leaf 2—4 arcuate or straight craspedodromous branchings to small teeth are diverging. At the distance 0.2—0.7 cm from the base diverges a pair of opposite or pairwise approximate infrabasal veins, ending in a small tooth; sometimes infrabasal vein semicraspedodromous (table V, *1*) or continues with a series of loops (table I, *1*). Tertiaries 4—5 on 1 cm, geniculate, sometimes straight, not seldom dichotomizing, perpendicular to the secondaries or passing obliquely to the latter (table III, *2*). Quaternaries very thin, often straight (table II, *2*), sometimes branching. Petiole up to 2.9 cm long, approximately 3 times shorter than the leaf blade (table I, *1*; IV, *1*, *2*).

Holotype: leaf impression, specimen 5b, collection 998, Upper Eocene, lower aksyir subsuite of aksyir suite, Kiin-Kerish mountain, «bolotnyi nosorog» flora, Eastern Kazakhstan, [BIN], table I, *1*.

Листья округлые (табл. I, *1*; IV, *2*), яйцевидные (табл. III, *2*; IV, *3*; VI, *1*), широкоэллиптические (табл. I, *3*; IV, *4*: V, *4*), эллиптические (табл. III, *1*; V, *1*; VI, *1*), редко узкоэллипитические (табл. II, *1*; V, *3*), 6.8—10 см дл. и 4.1—6.4 см шир. Основание клиновидное, с прямыми или слегка вогнутыми сторонами (табл. II, *3*), иногда округло-ширококлиновидное. Верхушка острая, быстро сужающаяся, с оттянутым цельнокрайным кончиком. Край зубчатый, зубцы двух типов — крупные и очень мелкие, начинаются на расстоянии 1.5—2.5 см от основания, редко выше (до 3.7 см). Крупные зубцы, в которых оканчиваются вторичные жилки, в количестве 3 на 2 см в верхней и 2 на 2 см в нижней половине листа, конические, острые, иногда со слегка оттянутыми кончиками, 1—3 мм выс., с прямой, редко выпуклой базальной и прямой, реже слегка вогнутой или выпуклой апикальной стороной; на базальной стороне или реже в выемках между крупными зубцами расположено по 1—3 мелких зубца, которые по высоте обычно менее 1 мм (табл. I, *2—4*; II, *2*; IV, *2*; V, *2*). Выемки округлые, реже угловатые. Главная жилка прямая, редко едва заметно дуговидно изогнутая (табл. V, *3*), 0.8—1.2 мм толщ., к верхушке истончается в 2—2.5 раза. Вторичные жилки в числе 6 (редко 5 или 7) пар, не считая пары тонких

инфрабазальных жилок, супротивные, попарно сближенные или очередные, отходят от главной жилки под углом 50—65° у округлых листьев, и под углом 45—55° у эллиптических, тоньше ее в 3—4 раза; нижняя пара отогнутая, остальные в нижней половине листа обычно прямые, иногда дуговидные, а в верхней половине обычно дуговидные, оканчиваются краспедодромно. Ближайшая к краю третичная жилка отделена от него примерно на величину интервала между остальными третичными жилками, реже она проходит несколько ближе или дальше от него, она может быть несколько толще остальных третичных жилок и в верхней половине листа коленчато соединяется в середине интервала с вышележащей третичной жилкой, отдавая от этого соединения тонкую жилку в мелкий зубец (табл. II, *2*; IV, *1—4*; V, *2*; VI, *2*). В нижней половине листа в мелкие зубцы чаще входят базископические ответвления от вторичных жилок. На расстоянии 0.2—0.7 см от основания отходит пара супротивных или попарно сближенных инфрабазальных жилок, почти равных по толщине или более тонких, чем вторичные, часто отогнутых, оканчивающихся в небольшом зубце; иногда инфрабазальная жилка семикраспедодромная (рис. 2, *1*) или продолжается серией петель, идущей вдоль края (рис. 1, *1*). Третичные жилки 4—5 на 1 см, коленчатые, иногда прямые, нередко дихотомирующие, перпендикулярные или проходящие косо к вторичным (табл. II, *2*; III, *2*). Жилки четвертого порядка очень тонкие, чаще прямые, перпендикулярные третичным (табл. II, *2*), иногда ветвящиеся. Черешок 2.5 и 2.9 см дл. (при длине пластинки 6.5 и около 10 см соответственно), изогнутый (табл. I, *1*; IV, *1*, *2*).

Голотип: отпечаток листа 5в, колл. 998, верхний эоцен, нижнеаксыирская подсвита аксыирской свиты, гора Киин-Кериш, флора «болотного носорога», Восточный Казахстан, [БИН], табл. I, *1*.

Исследованные экземпляры: нижнеаксыирская подсвита аксыирской свиты, гора Киин-Кериш, «флора болотного носорога», колл. 998, отп. 1Аг, 5в, 13, 17б, 22к, 23а, 28а, б, в, 48?, 56, 68а, колл. 998а, отп. 20?, 22б, 55, 58а, б, 68а, 71а, колл. 998б, отп. 13а? 14а?, 58, 99а с п/о 99А?, 99А?, 109а?; верхнеаксыирская подсвита аксыирской свиты, гора Кара-Бирюк, колл. 987, отп. 4?, 5?, 43, 60?.

В настоящее время род включает три вида, сходные между собой по характеру жилкования. Из них наиболее близка к нашему образцу *Euptelea pleiosperma* Hook. f. et Thomson (табл. III, *3*, *4*; VI, *2—4*), распространенная в субтропическом Центральном и Юго-Западном Китае на высоте 1200—3400 м. Сходство проявляется по форме листьев, их основания и верхушки, характеру зубчатости и жилкования. Однако у современного вида количество вторичных жилок больше на 1—2 пары, и отходят они в среднем под бóльшим углом. Мелкие зубцы в большинстве случаев располагаются в выемках, а не на базальной стороне крупного зубца; ответвления в них у *E. pleiosperma* обычно более заметные и отходят дальше от края по сравнению с ископаемым. У распространенной там же, где и *E. pleiosperma*, *E. franchetii* V. Tiegh. верхушки зубцов более сильно оттянутые, а иногда даже клювовидно загнутые, в остальном она сходна с *E. pleiosperma*. Японская *E. polyandra* Siebold et Zucc. (табл. VI, *5*) характеризуется в основном широкояйцевидными листьями (нередко ширина у них превышает длину), в то время как вытянутые листья встречаются у нее крайне редко; все зубцы, особенно те из них, в которые входят вторичные жилки, заметно крупнее, а в промежутках между ними имеются дополнительные мелкие зубцы.

Euptelea zaisanica входит в число видов Зайсанской впадины, имеющих близкие аналоги в современной субтропической и теплоумеренной флоре Китая и Японии. К ним относятся также *Lindera vassilenkoi* Iljinskaja, *Dryophyllum curticellense* (Watel.) Sap. et Marion, *D. kryshtofovichii* Iljinskaja, *Excentrodendron akkesenicum* Iljinska-

ja et Averyanova, *Broussonetia neuburgiae* (Iljinskaja) Iljinskaja et Averyanova, *Dimocarpus zaisanicum* Iljinskaja et Averyanova, *Ampelopsis* cf. *humulifolia* Bunge, *Apocynophyllum borissovii* Iljinskaja et Averyanova. Из этого списка мы исключаем *Maesa kiinkerishiensis* Iljinskaja et Averyanova (Аверьянова, 2008; Бот журн., т. 93, № 2, с. 347, таблица, фиг. *1—8*, рисунок, *1—4*), которая, как показали дополнительные исследования, является синонимом *Ungnadia kryshtofovichii* Iljinskaja.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность И. А. Ильинской за помощь в проведении исследования и подготовке рукописи.

Работа выполнена при поддержке Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянова А. Л. Новый вид *Maesa* (*Myrsinaceae*) из позднего эоцена горы Киин-Кериш (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 347—350.

Громова Н. С. Семейство *Eupteleaceae* // Основы палеонтологии. Голосеменные, Покрытосеменные / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1963. 743 с.

Czeczottowa H. Srodkowo-miocenska flora Zalesiec kolo Wisniowca // Acta Geol. Polonica. 1951. Vol. 2. P. 107—122.

Mai D. H. Tertiäre Vegetationsgeschichte Europas. Jena; Stuttgart; New York, 1995. 691 p.

Matsuo H. Palaeogene floras of northwestern Kyûshû. Part I. The Takashima flora // Ann. Sci. Kanazawa Univ. 1967. Vol. 4. P. 15—90.

Scott R. A., Barghoorn E. S. The occurrence of *Euptelea* in the Cenozoic of western North America // Journ. Arnold Arboretum. 1955. Vol. 36. P. 259—266.

SUMMARY

In the course of the study of the Upper Eocene flora of Zaisan Depression (Eastern Kazakhstan), a new fossil species *Euptelea zaisanica* (*Eupteleaceae*) was described on the base of authentic leaf remains. Earlier, this archaic genus had been known on the base of wood (Eocene of North America), and pollen (Palaeogene of the Far East). There were also findings identified with a doubt: a single fruit impression from Miocene of Ukraine, and two small leaves from Upper Eocene of Japan.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 579 : 58

© А. Б. Овчинникова,[1] Е. А. Крылова,[1] В. И. Дорофеев,[2]
Т. Н. Смекалова,[1] И. Г. Чухина,[1] Т. А. Гавриленко[1]

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ КУЛЬТУРНЫХ ВИДОВ СЕКЦИИ *PETOTA* РОДА *SOLANUM*, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИЯХ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА (WIR, LE)

A. B. OVCHINNIKOVA, E. A. KRYLOVA, V. I. DOROFEYEV, T. N. SMEKALOVA, I. G. CHUKHINA, T. A. GAVRILENKO. TYPE SPECIMENS OF CULTIVATED SPECIES OF *SOLANUM* SECTION *PETOTA* KEPT IN THE HERBARIA OF ST. PETERSBURG (WIR, LE)

[1] Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН
190000 С.-Петербург, ул. Б. Морская, 42/44
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 28.08.2008

Проведена ревизия аутентичного материала С. В. Юзепчука и С. М. Букасова по культурным видам, относящимся к секции *Petota* Dumort. подрода *Pachystemonum* (Dun.) Bitt. рода *Solanum* L. Обнародованы типовые материалы по 12 культурным видам.
Ключевые слова: типовые гербарные образцы, секция *Petota*, род *Solanum*.

Секция *Petota* Dumort. подрода *Pachystemonum* (Dun.) Bitt. рода *Solanum* L. объединяет филогенетически близкие культурные и дикие виды, имеющие не только сходную морфологию наземной части, но и подземные органы вегетативного размножения — столоны и клубни. Способность растений образовывать клубни была известна европейцам еще до XVIII в., что позволило К. Линнею (Linnaeus, 1753) дать очень красноречивое научное название первому из известных картофелей — *Solanum tuberosum* L.

B. C. I. Dumortier (1827) первым выделил и описал в роде *Solanum* L. секцию *Petota* Dumort. — «pedicelli articulate», в которую он включил единственный известный в то время вид *Solanum tuberosum* L. G. Don (1837) описал в роде *Solanum* L. секцию *Inermis* Don., в которой выделил подсекцию *Potatoe* Don. В подсекцию *Potatoe* Don (1837) включил 31 вид картофеля.

Позднее M. Dunal (1843) предпринимает попытку таксономической обработки рода *Solanum* L. и выделяет в его составе секции *Pachystemonum* Dun. и *Leptostemonum* Dun. В секции *Pachystemonum* Dunal описывает подсекцию *Tuberarium* Dun. В подсекцию *Tuberarium* Dun. он включает серию *Potatoe*, в которой выделяет подсерию *Pterophyllum*.

G. Bitter (1912) усилил таксономическое значение секции и подсекции, выделенных Dunal (1843). Первая из них стала рассматриваться им в ранге подрода *Pachystemonum* (Dun.) Bitt., а вторая — в ранге секции *Tuberarium* (Dun.) Bitt. Секцию *Tuberarium* (Dun.) Bitt., состоящую из 10 видов, Bitter разделил на 2 подсекции: *Basarthrum* Bitt. и *Hyperbasarthrum* Bitt. Первая объединила виды, которые

не образуют ни столонов, ни клубней и у которых сочленение цветоножки расположено у ее основания. Во вторую вошли виды, образующие столоны и клубни или же не формирующие их, но морфологически сходные с таковыми. У представителей 2-й подсекции сочленение на цветоножке расположено около середины или в верхней ее части.

В последующем с видами секции *Petota* Dumort. много работали A. Rydberg (1924a, b), С. В. Юзепчук с С. М. Букасовым (1929), С. М. Букасов (1936, 1937, 1955, 1970, 1971, 1978), В. С. Лехнович (1971), J. G. Hawkes (1963, 1990), C. Ochoa (1990), Z.Hurmon, D. Spooner (2002), Л. Е. Горбатенко (2006) и др.

С. В. Юзепчук и С. М. Букасов (1929) первыми обнаружили видовое разнообразие культурных видов картофеля, разрушив тем самым традиционное представление о том, что культурный картофель таксономически представлен только одним видом *S. tuberosum* L. В настоящее время монографы секции *Petota* признают разное количество культурных видов. С. М. Букасов в одной из последних своих работ (1978) выделяет 17 культурных видов, отнесенных им к подсекции *Andigenum* Buk., сериям *Andigenum* Buk., *Subacaule* Buk., *Chilotanum* Buk. Hawkes (Hawkes, 1963, 1990), включает все культурные виды в серию *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes, которую он делит на две подсерии: *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (cultivated species), *Tuberosa* (Rydb.) Hawkes (wild species). Большинство видов этой серии представлено дикими видами (44 вида). Кроме того, Hawkes (1990) включает сюда 7 культурных видов. Другие исследователи (Huaman, Spooner, 2002) все разнообразие культурного картофеля рассматривают в составе единственного вида *S. tuberosum* L.

В первой половине XX в. Гербарии Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (РАН) (БИН) получили очень важную коллекцию культурных видов, значительная часть которой впоследствии стала типовой. Авторство этого материала принадлежит С. В. Юзепчуку и С. М. Букасову — участникам проекта по изучению культурных растений Латинской Америки, инициированного Н. И. Вавиловым.

Работа с типовым материалом представителей секции *Petota* Dumort. рода *Solanum* L. велась неоднократно (Коровина и др., 1985; Черноморская, 1991). Тем не менее, наше последнее исследование показало насущную необходимость новой ревизии имеющегося гербария, в частности — для проверки законности ранга уже обнародованных аутентиков.

Solanum L. Sect. *Petota* Dumort. 1827, Fl. Belgica : 39. — Sect. *Inermis* Don. 1837, Gen. syst. gard. bot. 4 : 400. — Subsect. *Tuberarium* Dun. 1852, in DC. Prodr. 13, 1 : 28. — Sect. *Tuberarium* (Dun.) Bitt. 1912, in Feddes Repert. 10 : 531. — Sect. *Tuberarium* (Dun.) Buk. 1970, Ген. 4 : 84.

Typus: S. *tuberosum* L.

1. *S. ahanhuiri* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 605.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из образцов, происходящих из Боливии: «...Colitur in altiplanitie Boliviae supra La Paz (S. Juzepczuk № 1518, 1661, 1699, 1744, 1800)...».

Lectotypus (Ochoa, 1990, The potatoes of Bolivia. South America. Cambridge University Press : 308) : «№ 1744 Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4871/3534, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!). Syntypi: «№ 1800, Bolivia, La Paz, экспедиция С. В. Юзепчука 1927 г., репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда 30 VIII 1928, полевой № 3568, S. Juzepczuk» (WIR!);

«№ 1699, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4872/3539, 1929, leg.: S. Juzepczuk» (WIR!).

Остальные гербарные листы, хранящиеся в ВИР, могут быть признаны в качестве аутентиков, поскольку появились позже описания.

Sp. aut.: «№ 1518 (8015), Bolivia, La Paz, 1931, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1661 (8017), Боливия, Tiahuanaco, 1934, S. Juzepczuk » (WIR!).

2. *S. an igenum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 609. — *S. tuberosum* subsp. *andigenum* (Juz. et Buk.) Hawkes, 1963, Linn. Scottish Pl. Breed. St. Record, ed. 2: 158.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из образцов боливийского, колумбийского и перуанского происхождения: «...Colitur in permultis varietatibus in Bolivia, Peruvia (typus speciei e Peruvia Centrali: vicinit. opp. Cerro de Pasco, S. Juzepczuk № 598), Colombia necnon America Centrali...».

Holotypus: «№ 598, Peruvia, dept. Junin, in viciniis opp. Cerro de Pasko (cult.). — E tuberibus a. 1927, lectis pr. Leninopolin educatum, IX 1929, S. Juzepczuk» (LE!).

С этим номером в гербарии LE хранится 3 гербарных листа: holotypus и 2 — isotypi. В гербарии ВИР хранится один isotypus.

. *S. boyacense* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 609. — *S. rybinii* f. *boyacense* (Juz. et Buk.) Gorbat. 2006. Виды картофеля Ю. Амер. : 388.

Описан по образцам, выращенным в 1929 г. из колумбийского материала: «...Colitur in Colombia, dept. Boyaca, Choconta prope Tunja (Bukasov № 20)...».

Holotypus: «№ 20, Colombia: dept. Boyaca, pag. Choconta prope opp. Tunja (cult.). — E tuberibus a cl Bu asov sub n°2 , lectis prope Leninopolin (Rossiae) edu catum, IX 1929, S. Juzepczuk» (LE!).

В гербарии WIR хранится гербарный лист № 20, на котором рукой С. М. Букасова написано: «typus», однако данный экземпляр собран в 1934 г., спустя 5 лет после обнародования таксона и является очередной репродукцией типового материала. Поэтому лист, хранящийся в гербарии ВИР, является sp. aut.: «№ 20, Colombia, Choconta, репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда, 1934, полевой № 8024, V. S. Lekhnovich» (WIR!).

В настоящее время в работе Hawkes (1990) *S. boyacense* Juz. et Buk. сведен в синонимы *S. phureja* Juz. et Buk.

. *S. chaucha* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 609.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из перуанских и боливийских образцов: «...Colitur in Perivia, dept. Cuzco, prope Cuzco, San Jeronimo (S. Juzepczuk № 1010). Nom. vernacul.: chaucha. — E Bolivia sub nom. „surimana" allatae sunt formae a „chaucha" Peruanorum botanice vix sejungendae: La Paz (idem № 1658, etc.)...».

Lectotypus (hic designatus): «№ 1010, Peruvia: dept. Cuzco, San Jeronimo (cult.). — E tuberibus a cl Bu asov sub n°1 1 , lectis prope Leninopolin (Rossiae) educatum, VIII. 1929, S. Juzepczuk» (LE!), 2 — isotypi (LE!).

В первоописании авторы цитируют 2 географические точки сбора материала (syntypi). Гербарный лист № 1658 не обнаружен ни в БИН, ни в ВИР. Мы выбираем найденный в БИН гербарный лист № 1010 в качестве лектотипа. С этим номером (этикетки совпадают) в гербарии БИН хранится 3 гербарных листа.

. *S. curtilobum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 609.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из перуанских и боливийских образцов: «...Colitur in Bolivia, La Paz (S. Juzepczuk № 1707), Tiahuanacu (idem № 1642, 1646) et in Peruvia australi — dept. Cuzco, Ollantaitambo (idem, № 1078), prov. Acomayo, Pomacanchi (idem, № 1167) etc. Nom. vernacul.: choque-pitu (Boliv.), china-malcco (Peruv.)...».

Lectotypus (hic designatus): «№ 1707, Bolivia: La Paz, E tuberibus sub n°1707, lectis prope Leninopolin (Rossiae) educatum, VIII 1929, S. Juzepczuk» (LE!). Syntypus «№ 1642, Bolivia: prov. Ingavi, Tiahuanacu (cult.). — E tuberibus sub n°1642, lectis prope Leninopolin (Rossiae) educatum, VIII 1929, S. Juzepczuk» (LE!).

В первоописании авторы цитируют пять синтипов. Для изучения оказались доступны только два гербарных листа. Среди них нами выбран в качестве лектотипа гербарный лист № 1707.

Также в гербарии ВИР хранится гербарный лист к-109, на котором рукой С. М. Букасова написано: «typus». Данный гербарный лист собран в 1933 г., спустя 4 года после опубликования протолога, поэтому мы относим лист к sp. aut. без обозначения номенклатурного ранга: «к-109, Bolivia, La Paz, экспедиция Н. И. Вавилова 1933, К-109, репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда, 10 VIII 1934, полевой № 109, O. A. Voskresenskaja» (WIR!).

6. *S. goniocalyx* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 605. — *S. stenotomum* subsp. *goniocalyx* (Juz. et Buk.) Hawkes, 1963, Linn. Scottish Pl. Breed. St. Record, ed. 2 : 157.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из перуанских образцов: «...Colitur in Peruvia Centrali: dept. Junin, Tarma (S. Juzepczuk № 157, 302, 316; Cerro de Pasco [idem № 571, 572, 587 (typus)] Huamantango (669) Jauja (738) etc....».

Paratypi: «№ 316, Peru, Tarma, репродукция близ Ленинграда № 4854, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 571, Peruvia, dept. Junin, in vicinit. opp. Cerro de Pasko Titli Caen (cult.). — E tuberibus sub n°571, lectis prope Leninopolin (Rossiae) educatum, IX 1929, S. Juzepczuk» (LE!).

Гербарный лист № 587, выбранный авторами таксона как тип вида, отсутствует в гербариях ВИР и БИН. Именно этот лист является голотипом. В его отсутствие для изучения доступны 2 аутентичных гербарных листа из 8 указанных в протологе.

7. *S. juzepczukii* Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 603.

Опи́сан по материалам, выращенным в 1929 г. из перуанских и боливийских образцов: «...Colitur in Peruvia, dept. Cuzco, prov. Acomayo, Pomacanchi (S. Juzepczuk № 1166, typus); in Bolivia:dept. de la Paz, prov. Jngavi, Tiahuanacu (S. Jusepczuk, № 1641 etc.). Nomina vernacula: orcco-malcco (Peruv.), luqui (Boliv.)...».

Holotypus: «№ 1166, Peru, Pomacanchi, 1927 С. В. Юзепчука, репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда, 8 IX 1928, полевой № 3355, V. S. Lekhnovich» (WIR!). Paratypus: «№ 1641, Bolivia: Tiahuanaco, Titicaca. Репродукция близ Ленинграда 4674/3601, S. Juzepczuk» (WIR!).

8. *S. mamilliferum* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 609.

Описан по материалам, выращенным из перуанских образцов: «...Colitur in Peruvia dept. Cuzco, prope Cuzco, Patabamba, Pisacc, Rayan-cancha, S. Jeronimo; dept. Acornayo, Pomacanchi (S. Juzepczuk № 1001, 1051, 1169, 1338, 1339, 1444)...».

Lectotypus (hic designatus): «№ 1001 (8131), Peru, Cusco, Ppisacc, репродукция близ Ленинграда 4899/3415, S. Juzepczuk» (WIR!).

В первоописании С. В. Юзепчук и С. М. Букасов (1929) цитируют шесть гербарных образцов, без указания их номенклатурного ранга. При этом в коллекции WIR имеется авторский лист, экспедиционный номер которого соответствует одному из номеров, указанных в первоописании. Другие листы, которые перечислены в первоописании, не были обнаружены в ходе исследования ни в одном из гербариев. Мы выбираем гербарный лист № 1001 в качестве лектотипа.

В гербарии ВИР нами был обнаружен гербарный лист № 1061, на котором рукой С. М. Букасова написано: typus. Данный лист собран в 1931 г., т. е выделение типа сделано спустя 2 года после обнародования таксона; мы относим данный лист к sp. aut.: «№ 1061 (8129), Peru, Quilcana, экспедиция С. В. Юзепчука в 1927 г. № 1061, репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда, 5 IX 1931, полевой № 7762» (WIR!).

В настоящее время в работе Hawkes (1990) *S. mamilliferum* Juz. et Buk. сведен в синонимы *S. chaucha* Juz. et Buk.

9. *S. phureja* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 604.

Описан по материалам, выращенным в 1929 г. из боливийских образцов: «...Colitur in Bolivia: Dept. de La Paz. prov. Larecaja, Sorata etc.(S. Juzepczuk № 1654, 1655, 1685, 1801, 1810, 1813, 1815)...».

Lectotypus (Коровина, 1985, Каталог типов таксонов растений, хранящихся в гербарии ВИР, часть 2 : 19): «№ 1654, Bolivia, Sorata, репродукция близ Ленинграда 4855/3587, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

Syntypi: «№ 1655, Bolivia, Sorata, репродукция близ Ленинграда 4886/3588, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1685 (8073), Bolivia, Sorata, репродукция близ Ленинграда 4887/3590, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1801, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4880/3583, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1810, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4881/3574, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1813, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4882/3576, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!); «№ 1815 (8068), Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда 4883/3578, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

10. *S. rybinii* Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 606.

Описан по материалам, выращенным из колумбийских образцов «...Colitur in Colombia, dept. Cundinamarca prope Bogota, S. Bukasov...» (1929).

Holotypus: «№ 46, Colombia, dept. Cundinamarca prope opp. Bogota (cult.). — E tuberibus a. cl. Bukasov lectis pr. Leninopolin educatum, IX 1929, S. Juzepczuk» (LE!).

В первоописании авторы цитируют этикетку с гербарного листа без указания номера образца. Один из гербарных листов вида хранится в гербарии типов БИН. Место сбора, указанное на этикетке, полностью совпадает с протологом. Данный гербарный лист собран в 1929 г., в этом же году было проведено обнародование данного таксона, поэтому мы считаем его голотипом.

На гербарном листе № 46, WIR рукой С. М. Букасова написано: typus, т. е. проведено выделение типа автором таксона. Но данный лист является поздней репродукцией 1934 г., поэтому это только sp. aut.: «№ 46, Colombia, dept. Cundinamarca, Bogota, 1926 С. М. Букасов, репродукция: экспериментальная база ВИРа „Красный пахарь" близ Ленинграда, 19 IX 1934, полевой № 8023, O. A. Voskresenskaja» (WIR!).

В настоящее время в работе Hawkes (1990) *S. rybinii* Juz. et Buk. сведен в синонимы *S. phureja* Juz. et Buk.

11. ***S. stenotomum*** Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 604.

Описан по материалам, выращенным из перуанских и боливийских образцов: «...Colitur in altiplanitie Boliviae: La Paz (S. Juzepczuk № 1681 (typus) et 1743) necnon in Peruvia. Nomen vernaculum: phinu (Peruv)...».

Holotypus: «№ 1681, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда № 4870/3537, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!). Paratypus: «№ 1743, Bolivia, La Paz, репродукция близ Ленинграда № 4869/3533, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

12. ***S. tenuifilamentum*** Juz. et Buk. 1929, Тр. Всесоюз. съезда ген. сел. сем. плем. животн. 3 : 603.

Описан по материалам, выращенным из перуанских и боливийских образцов: «...Colitur in Peruvia: dept. Cuzco, Chinchero etc. (S. Juzepczuk № 1321, 1355, 1417) necnon Bolivia, La Paz (idem, № 1710)...».

Lectotypus (hic designatus): «№ 1355, Peruvia: Cuzco (cult.). — E tuberibus sub n°1355, lectis prope Leninopolin (Rossiae) educatum, VIII 1929, S. Juzepczuk» (LE!). Syntypus: «№ 1710, Bolivia La Paz, репродукция близ Ленинграда № 4637/3563, 1929, S. Juzepczuk» (WIR!).

В настоящее время в работе Hawkes (Hawkes, 1990) *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. сведен в синонимы *S. chaucha* Juz. et Buk.

Благодарности

Авторы статьи выражают искреннюю признательность D. Spooner, личное участие и финансовая поддержка которого способствовали проведению данного исследования.

Работа выполнена при поддержке проекта Международного научно-технического центра (проект № 3329).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Букасов С. М. Важнейшие достижения селекции картофеля // Социалистическое растениеводство. 1936. № 19. С. 83—85.

Букасов С. М. Селекция картофеля // Теоретические основы селекции растений / Под общей ред. акад. Н. И. Вавилова. 1937. Т. 3. С. 3—75.

Букáсов С. М. Система видов картофеля // Проблемы ботаники. 1955. Вып. 2. С. 317—326.

Букасов С. М. Цитогенетические основы эволюции видов картофеля рода *Solanum* L. секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. // Генетика. 1970. Т. 4. С. 84—95.

Букасов С. М. Систематика видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1971. Т. 46. С. 3—44.

Букасов С. М. Принципы систематики картофеля // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 62. С. 3—35.

Горбатенко Л.Е. Виды картофеля Южной Америки. СПб., 2006. 456 с.

Коровина О. Н. Методические указания к систематике растений. Л., 1986. 212 с.

Коровина О. Н., Белозор Н. И., Черноморская Н. М. Каталог типов таксонов растений, хранящихся в гербарии ВИР. Часть 2. Л., 1985. С. 16—19.

Лехнович В. С. Культурная флора. Картофель. Л., 1971. С. 41—304.

Черноморская Н. М. Аутентичные образцы С. М. Букасова и В. С. Лехновича // Бюл. ВИР. 1991. Вып. 214. С. 45—48.

Юзепчук С. В., Букасов С. М. К вопросу о происхождении картофеля // Тр. Всесесоюз. съезда по генетике, селекции и семеноводству. 1929. Т. 3. С. 593—611.

Bitter G. 102. Solana nova vel minus cognita. 1 (Originalarbeit.) // Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. 1912. Fasc. 10 (1911/12). P. 529—565.

Don G. A general system of gardening and botany. London, 1837. Vol. 4. 908 p.

Dumortier B. C. J. Florula belgica, operas majoris prodromus. Tornaci nerviorum, 1827. 172 p.
Dunal M. F. Ordo 172 (1) *Solanaceae* (2) // De Candolle. Prodromus Systematis Naturalis regni vegetabilis. Pars. 13. Sect. 1. Parisiis, 1852. P. 1—625.
Hawkes J. G. A revision of tuber-bearing *Solanums* (2nd ed.). Scot. Pl. Breed. Sta. Rec. 1963. 163 p.
Hawkes J. G. The potato. Evolution, biodiversity, genetic resources. London, 1990. 259 p.
Huaman Z., Spooner D. M. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*) // American Journal of Botany. 2002. Vol. 89. P. 947—965.
Linnaeus C. Species Plantarum. Holmail, 1753. 1200 p.
Ochoa C. The potatoes of Bolivia. South America. Cambridge University Press, 1990. 525 p.
Rydberg P. A. The section *Tuberarium* of the genus *Solanum* in Mexico and Central America // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1924a. Vol. 51. N 3. P. 145—154.
Rydberg P. A. The section *Tuberarium* of the genus *Solanum* in Mexico and Central America : Concluding Paper // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1924b. Vol. 51. N 5. P. 167—176.

SUMMARY

A revision of S. Juzepczuk's and S. Bukasov's authentic materials of the *Solanum* section *Petota* (*Solanaceae*) kept in the Herbaria WIR and LE was done. Data on the type material of 12 cultivated species are published. 41 lectotypes are designated.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576. 312.35 (582.751.42)

© О. Ю. Юркевич,[1] А. А. Светлова,[2] О. В. Муравенко[1]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕКЦИЙ *LINUM*, *ADENOLINUM* И *STELLEROLINUM* РОДА *LINUM* (*LINACEAE*)

O. Yu. YURKEVICH, A. A. SVETLOVA, O. V. MURAVENKO.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES FROM THE SECTIONS *LINUM*, *ADENOLINUM* AND *STELLEROLINUM* OF THE GENUS *LINUM* (*LINACEAE*)

[1] Институт молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН
119991 Москва, ул. Вавилова, 32
Факс (095)135-14-05
E-mail: omur@eimb.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: aas1980@mail.ru
Поступила 28.04.2008
Окончательный вариант получен 26.08.2008

Исследованы кариотипы семи видов рода *Linum* (*Linaceae*), принадлежащих к секциям *Linum*, *Adenolinum* и *Stellerolinum*. Хромосомные числа для *L. squamulosum* Rudolphi (2n = 18) и *L. komarovii* Juz. (2n = 18) из секции *Adenolinum* были определены впервые. Уточнены хромосомные числа *L. decumbens* Desf. (2n = 16) и *L. narbonense* L. (2n = 28) из секции *Linum*, *L. extraaxillare* Kit. (2n = 4x = 36) и *L. pallescens* Bunge (2n = 18) из секции *Adenolinum*, а также *L. stelleroides* Planch. (2n = 18) из монотипной секции *Stellerolinum*. Приведены формулы кариотипов изученных видов. Выявлено, что кариотип *L. stelleroides* схож с кариотипами видов из секции *Adenolinum*, а кариотип *L. decumbens* Desf. — с кариотипом изученного ранее *L. grandiflorum*. Кариотипические особенности *L. narbonense* соответствуют распределению этого вида по морфолого-анатомическим признакам в подсекцию *Nervosa*.
Ключевые слова: хромосомные числа, кариотип, *Linum*, *Adenolinum*, *Stellerolinum*.

Кариологическое изучение видов рода *Linum* L. начато около века назад. Этот род включает более 200 видов, и почти для четверти из них определены хромосомные числа. Как правило, в кариотипах изученных видов рода *Linum* большинство хромосом — это метацентрики небольших размеров (от 1 до 6 мкм). Для многих видов рода установлены два и более хромосомных числа. К числу таких видов относится и культурный вид *L. usitatissimum* L. (Марценицина, 1927; Ray, 1944; Seetharam, 1972; Егорова, 1996; http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html). Этот вид и его ближайших дикорастущих сородичей большинство зарубежных систематиков относят к секции *Linum*, в которой вычленяют группу видов, родственных *L. perenne* L. (Ockendon, Walters, 1968 и др.). Отечественные систематики делят эту секцию на две: собственно *Linum* и *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. (Юзепчук, 1949; Егорова, 1996; Светлова, 2007, и др.). Долгое время оставалось неоднозначным положение *L. stelleroides* Planch. в системе рода *Linum*. Первоначально он был отнесен автором описания (Planchon, 1847, 1848) к subgen. *Eulinum* ser.** *Adenolinum* (Reichenb.) Planch. Позднее С. В. Юзепчук (1949) и Н. С. Пробатова (1988) выделили этот вид в самостоятельную секцию *Stellerolinum* Juz. ex Probat.

Число и размеры хромосом, формулы кариотипов некоторых видов секций *Linum*, *Adenolinum* и *Stellerolinum*

Собственные данные				Литературные данные	
Виды	число хромосом, 2n	размер хромосом, мкм	формула кариотипа	2n	авторы
			Секция *Linum*		
L. decumbens Desf.	16	1.9—4.3	$K = 1M^{st} + 3M + 3m + 1sm$	30	Gill, Yermanos, 1967
				18	Chichiricco, Tammaro,* 1980
				32	Mohamed,* 1997
L. narbonense L.	28	2.9—4.8	$K = 6M + 1SM + 3m + 2sm + 2m^{st}$	18	Seetharam, 1972
				20	Gill, Yermanos, 1967
				28	Chennaveeraiah, Joshi, 1983
				28	González Zapatero, Elena-Roselló, Navarro Andrés,* 1988
				28	Ray, 1944
				30	Ockendon, Walters, 1968
			Секция *Adenolinum*		
L. squamulosum Rudolphi (= *L. austriacum* subsp. *euxinum* Juz.)	18	1.6—3.4	$K = 1M^{st} + 3M + 4m + 1sm$		Нет данных
L. komarovii Juz.	18	2.1—4.0	$K = 1M^{st} + 3M + 4m + 1sm$		» »
L. pallescens Bunge	18	1.7—3.2	$K = 1M^{st} + 3M + 4m + 1sm$	30	Gill, Yermanos, 1967
				30	Seetharam, 1972
L. extraaxillare Kit. (= *L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman)	36	1.7—3.9	$K = 2M^{st} + 6M + 8m + 2sm$	18	Skalinska, Pogan, Czapik et al.,* 1978
				18	Егорова, 1996
			Секция *Stellerolinum*		
L. stelleroides Planch.	18	1.7—3.9	$K = 1M^{st} + 3M + 4m + 1sm$	20	Sokolovskaya, Probatova,* 1985

Примечание. * — автор цитируется по электронной базе данных http://mobot.mobot.org/.

Секции *Adenolinum*, *Stellerolinum* и *Linum* являются близкородственными и характеризуются морфологическим сходством. Тем не менее у видов секции *Linum* все или только внутренние чашелистики по краям реснитчатые и на верхушке с остроконечием в отличие от представителей секции *Adenolinum*, у которых все чашелистики по краям более или менее широко белоперепончатые, без ресничек или железок и на верхушке без остроконечия. У секции *Stellerolinum* (*L. stelleroides*) все чашелистики по краям с немногочисленными железками и на верхушке с твердым остроконечием (Светлова, 2007).

При разграничении ряда близкородственных видов внутри неоднородных секций *Linum* и *Adenolinum* возникает необходимость использования дополнительных диагностических признаков. В качестве последних были использованы анатомические признаки семенной кожуры (Светлова, Яковлева, 2006; Светлова, 2008), а так-

же признаки строения экзины пыльцевых зерен (Saad, 1961a, b; Григорьева, 1988) видов рода *Linum*. Исследование близкородственных видов *L. squamulosum* Rudolphi (= *L. austriacum* subsp. *euxinum* Juz.), *L. extraaxillare* Kit. (= *L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman), *L. komarovii* Juz. и *L. pallescens* Bunge из секции *Adenolinum*, *L. stelleroides* из секции *Stellerolinum*, а также *L. decumbens* Desf. и *L. narbonense* L. из секции *Linum* по морфологическим признакам, жизненным формам и особенностям анатомического строения семенной кожуры подтвердило их положение в системе рода *Linum*, а также позволило разделить секции *Adenolinum* и *Linum* на подсекции (Светлова, 2005, 2007, 2008; Светлова, Яковлева, 2006). Кариологическое изучение методом монохромного окрашивания установило для видов секции *Adenolinum* хромосомные числа 2n = 18 и 30, а для *L. stelleroides*, выделенного в отдельную секцию *Stellerolinum*, — 2n = 20. Близкое родство последнего к видам секции *Adenolinum* ставит под сомнение правильность определения его хромосомного числа. Для видов секции *Linum* определены разные хромосомные числа: 2n = 16, 18, 20, 28, 30 и 32 (Ray, 1944; Seetharam, 1972; Chennaveeraiah, 1983; Егорова, 1996; http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html). Следует отметить, что для всех вышеперечисленных видов из этих секций указано более одного хромосомного числа, за исключением *L. stelleroides* (см. таблицу).

Целью данного исследования является определение хромосомных чисел и формул кариотипа у *L. decumbens*, *L. narbonense*, *L. squamulosum*, *L. komarovii*, *L. extraaxillare*, *L. pallescens* и *L. stelleroides* с помощью метода DAPI-окрашивания и морфометрического анализа. Кроме того, предполагается их сравнение у видов, которые по морфолого-анатомическим признакам распределены в разные секции и подсекции.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили образцы 7 видов из трех секций рода *Linum*, полученные из Генного банка Института генетики растений и исследования возделываемых растений г. Гетерслебена, Германия (Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany): 1. *L. decumbens* Desf. (два образца) — Lin 1754, Lin 1913 — Italy, Bot. Gart. Univ. Palermo; 2. *L. narbonense* L. (два образца) — Lin 1653, Lin 2002 — France, Bot. Gart. Univ. Basel, Schweiz; 3. *L. squamulosum* Rudolphi (= *L. austriacum* subsp. *euxinum* Juz.) — Lin 1546 — Ukraine, Nikita-Gart. Jalta; 4. *L. komarovii* Juz. (один образец) — Lin 1716 — Russia, Haupt-Bot. Gart. Moskau; 5. *L. pallescens* Bunge (один образец) — Lin 1645 — Union of Soviet Socialist Republics Bot. Gart. AdW Taschkent; 6. *L. extraaxillare* Kit. (= *L. perenne* subsp. *extraaxillare* (Kit.) Nyman) — Lin 1651 — Poland, Bot. Gart. Univ. Krakow; 7. *L. stelleroides* Planch. (один образец) — Lin 1655 — China, Bot. Gart. Shanghai.

Хромосомные препараты готовили по методике, описанной ранее (Muravenko et al., 2003; Семенова и др., 2006). Для окрашивания хромосом использовали флуоресцентный краситель DAPI (4,6-диамидино-2-фенилиндол, Serva) (Schweizer, 1980), который добавляли в количестве 0.125 мкг/мл в среду для заключения препаратов CITIFLUOR (UKC CHEM.LAB).

Анализ не менее 30 полных метафазных пластинок от каждого образца осуществлялся с помощью флуоресцентного микроскопа Leitz Wetzlar, оборудованного черно-белой CCD-камерой QCoolSnep (RoperScientific Inc., США). Хромосомный анализ проводили с использованием компьютерной программы хромосомного анализа Карио 1.5 (ВидеоТест, РФ). Формулы кариотипов определялись согласно методике, разработанной ранее (Агапова, Гриф, 1982).

Результаты и обсуждение

Исследование кариотипов *L. squamulosum*, *L. extraaxillare*, *L. komarovii* и *L. pallescens* из секции *Adenolinum*, *L. stelleroides* из секции *Stellerolinum*, а также *L. decumbens* и *L. narbonense* из секции *Linum* по числу и морфологии DAPI-дифференциально окрашенных хромосом с помощью компьютерной программы хромосомного анализа Карио 1.5 позволило уточнить или установить впервые хромосомные числа для этих видов, а также составить формулы их кариотипов. Результаты исследования представлены в табл. 1. Как видно из этой таблицы, кариотипы всех изученных видов в основном представлены метацентрическими хромосомами. Почти у всех видов (за исключением *L. narbonense*) спутничные хромосомы имели вторичную перетяжку в прицентромерном районе и сходный рисунок DAPI-окраски. Такая специфическая морфология спутничных хромосом обнаружена ранее и у других видов секций *Adenolinum* и *Linum*; кроме того, в районе вторичной перетяжки были локализованы гены рРНК (Муравенко и др., 2004). Следует отметить, что спутничная хромосома является одной из самых крупных в кариотипе, а спутник по размеру сопоставим с самыми маленькими хромосомами. Этим можно объяснить различия в хромосомных числах на одну пару хромосом, определяемых для видов, в кариотипе которых присутствуют подобные спутничные хромосомы. Так, при изучении монохромно окрашенных хромосом для *L. usitatissimum* было определено два хромосомных числа 2n = 30 и 2n = 32, спутничные хромосомы не указывались (Марценицина, 1927). Более поздние исследования с помощью методов дифференциального окрашивания и флуоресцентной гибридизации *in situ* с пробами рибосомных генов убедительно доказали, что хромосомное число этого вида 2n = 30 (Муравенко и др., 2003). Аналогичная ошибка, по всей видимости, имела место при подсчете хромосом и в кариотипе *L. stelleroides*, для которого ранее было определено 2n = 20 (http://mobot.mobot.org/). В результате нашего исследования в кариотипе этого вида выявлена пара спутничных хромосом с прицентромерной вторичной перетяжкой и установлено число хромосом 2n = 18. Следует отметить, что *L. stelleroides* имеет такую же формулу кариотипа, как и *L. komarovii*, *L. pallescens* и *L. squamulosum* (= *L. austriacum* subsp. *euxinum*) секции *Adenolinum*, для которых 2n = 18 (см. таблицу). По спектру белков *L. stelleroides* также оказался близок к секции *Adenolinum* (Кутузова и др., 1999). Однако, в отличие от видов секции *Adenolinum*, *L. stelleroides* — гомостильное, однолетнее растение, с более мелкими цветками и чашелистиками с твердым остроконечием, имеющими по краям немногочисленные железки. Кроме того, этот вид отличается от представителей секции *Adenolinum* строением семенной кожуры, а также наличием «пантопоратных» пыльцевых зерен (Saad, 1961a, b; Григорьева, 1988; Светлова, Яковлева, 2006; Светлова, 2008). По последнему признаку секция *Stellerolinum* является более продвинутой секцией по сравнению с *Adenolinum*, виды которой имеют более примитивную 3-бороздную пыльцу (Saad, 1961a, b; Григорьева, 1988). Все перечисленные выше признаки свидетельствуют в пользу выделения *L. stelleroides* из секции *Adenolinum* в самостоятельную секцию *Stellerolinum*.

Для *L. komarovii* и *L. squamulosum* хромосомные числа 2n = 18 были установлены впервые. Для *L. pallescens* ранее было указано хромосомное число 2n = 30 (Gill, Yermanos, 1967; Seetharam, 1972). Наше исследование показало, что у этого вида хромосомное число 2n = 18, как и для других представителей секции *Adenolinum* (см. таблицу). Все три вида имеют сходные кариотипы как друг с другом, так и с другими видами секции *Adenolinum* (Муравенко и др., 2004), поэтому предыдущее

определение числа хромосом для *L. pallescens* 2n = 30 (Gill, Yermanos, 1967; Seetharam, 1972) можно считать ошибочным.

В отличие от других изученных представителей секции *Adenolinum* в кариотипе *L. extraaxillare* (= *L. perenne* subsp. *extraaxillare*) было установлено 2n = 36. Анализ рисунков DAPI-окрашивания хромосом в кариотипах *L. extraaxillare* и 18-хромосомных видов секции *Adenolinum*, а также сравнение формул их кариотипов позволили предположить, что изученный образец является автотетраплоидным цитотипом вида *L. extraaxillare*. В этом случае ранее установленное для этого вида хромосомное число 2n = 18 (Егорова, 1996) относится к диплоидному цитотипу. Таким образом, хромосомное число для изученного образца *L. extraaxillare* будет более точным обозначить как 2n = 4x = 36.

Секция *Adenolinum* является одной из наиболее таксономически сложных групп в роде *Linum*. Изначально Юзепчук (1949) разделил ее на 2 не имеющие таксономического ранга группы, 2 подгруппы, 4 ряда и 3 подряда. До сих пор секцию *Adenolinum* считают неоднородной и делят либо на ряды, либо на подсекции. В первом случае виды этой секции рассматривают в 3 рядах: *Perennia* Optasyuk (*L. perenne*, *L. komarovii* и др.), *Squamulosa* Optasyuk (*L. squamulosum*) и *Extraaxillaria* Optasyuk (*L. extraaxillare*) (Оптасюк, 2007). В другом случае секция *Adenolinum* разделяется на 2 подсекции: *Longiunguiculata* Svetlova и *Breviunguiculata* Svetlova (Светлова, 2005, 2007). В подсекцию *Breviunguiculata* входят виды (*L. pallescens* и др.), имеющие гомостильные цветки, лепестки 1—1.2 см дл. и ноготки, равные 1/5 общей длины лепестков. В подсекцию *Longiunguiculata* (*L. squamulosum*, *L. extraaxillare*, *L. komarovii* и др.) относят виды и подвиды, имеющие гетеростильные, редко гомостильные цветки, лепестки (1.3)1.5—2.2 см дл. и ноготки, равные 1/3 общей длины лепестков. При этом все виды секции *Adenolinum*, выделенные в 3 вышеперечисленные ряда, рассматривают в подсекции *Longiunguiculata* (Светлова, 2005, 2007).

Секция *Linum*, так же как и секция *Adenolinum*, является неоднородной и требует разделения на несколько подсекций. Ранее в ней выделяли 2 подсекции: *Linum* и *Nervosa* Optasyuk (Оптасюк, 2007; Светлова, 2007). В первую подсекцию мы (Светлова, 2007) отнесли однолетние виды с гомостильными цветками и с линейными или ланцетными, голыми, по краям гладкими листьями, без остроконечия, с 3 не выступающими жилками. Во вторую подсекцию вошел только один вид — *L. nervosum* Waldst. et Kit., который характеризуется гетеростильными цветками и ланцетовидными, жесткими, голыми или опушенными, по краям мелкопильчатыми листьями, обычно с более или менее длинным тонким остроконечием, с 3—5 сильно выступающими жилками (Светлова, 2007).

По хромосомным числам секция *Linum* также разнородна (Ray, 1944; Seetharam, 1972; Chennaveeraiah, 1983; Егорова, 1996; http://mobot.mobot.org/W3T/search/ipcn.html). По литературным данным, у *L. decumbens* определено 2n = 18, 30 и 32 (см. таблицу). По результатам нашего исследования для этого вида установлено 2n = 16 (см. таблицу), как и у изученного ранее вида секции *Linum* — *L. grandiflorum* Desf. (Ray, 1944; Seetharam, 1972; Chennaveeraiah, 1983; Егорова, 1996). Сравнение этих двух видов по морфологии хромосом также обнаружило высокое сходство их кариотипов (Муравенко и др., 2001). Показано, что все исследованные с помощью молекулярных методов образцы *L. decumbens* и *L. grandiflorum* четко кластеризуются вместе в одну группу и, следовательно, являются близкородственными (Yong-Bi et al., 2002). Как показало исследование материалов Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Музея естественной истории Венгрии (BP), *L. decumbens* по своим морфологическим признакам также близок к *L. grandiflorum*. Оба вида являются однолетними растениями, характеризую-

щимися красными цветками, крупными (2.5—3 см дл.) и гетеростильными у *L. grandiflorum* и более мелкими (1—1.5 см дл.), гомостильными у *L. decumbens*. У *L. decumbens* листья ланцетные (0.5—2.5 мм шир.), а у *L. grandiflorum* — широколанцетные (3—6 мм шир.); листья на верхушке острые, с 3—5 не выступающими жилками. Первоначально *L. grandiflorum* был отнесен к подсекции *Linum* (Светлова, 2007), однако *L. decumbens* и *L. grandiflorum* имеют красные цветки, чем сильно отличаются от представителей других подсекций секции *Linum* (Светлова, 2007; Брач, 2007). Совокупность приведенных выше морфологических и кариологических признаков *L. decumbens* и *L. grandiflorum* дает нам основание выделить эти виды в самостоятельную подсекцию секции *Linum*.

Для *L. narbonense* секции *Linum* ранее было определено четыре хромосомных числа: 2n = 18, 20, 28 и 30. В данном исследовании для этого вида установлено 2n = 28 (см. таблицу). Выявлено, что кариотип *L. narbonense* сильно отличается от кариотипов других представителей секции *Linum* по морфологии, числу и размеру хромосом, а также наличием двух пар метацентрических спутничных хромосом со вторичными перетяжками в дистальной части хромосомного плеча (см. таблицу). В отличие от *L. narbonense* другие изученные виды секции *Linum* имеют в кариотипе одну пару спутничных хромосом с прицентромерным расположением вторичной перетяжки (Муравенко и др., 2004). Сходство морфологии и рисунков DAPI-окрашивания спутничных хромосом позволяет предположить полиплоидное происхождение этого вида. Результаты нашего исследования свидетельствуют об особом положении *L. narbonense* в секции *Linum*, что подтверждается данными и других авторов. Так, анализ RAPD-спектров выявил, что *L. narbonense* кластеризуется в отдельную группу среди изученных представителей секции *Linum* и наиболее отдален от них в генетическом отношении (Лемеш и др., 2005). Как показало исследование материалов Гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Музея естественной истории Венгрии (BP), *L. narbonense* морфологически близок к другому виду из секции *Linum* — *L. nervosum*. Оба вида являются многолетними растениями, имеющими голубые или синие гетеростильные цветки, жесткие, ланцетовидные, голые или опушенные листья с 3—5 сильно выступающими жилками. В секции *Linum* вид *L. nervosum* по морфологическим признакам выделен в самостоятельную подсекцию *Nervosa* (Оптасюк, 2007; Светлова, 2007). Отсюда следует, что *L. narbonense*, который по своим признакам близок к *L. nervosum*, можно рассматривать в этой же подсекции.

Из всего вышесказанного следует, что *L. narbonense* следует относить к подсекции *Nervosa* секции *Linum*, а *L. decumbens* вместе с другим близким ему видом *L. grandiflorum* правильнее выделить из подсекции *Linum* и рассматривать в самостоятельной подсекции этой секции. Однако этот вопрос требует дополнительного изучения.

Таким образом, полученные нами данные по хромосомным числам и формулам кариотипов у изученных видов рода *Linum* не противоречат делению последних на секции и подсекции. Вероятно, более глубокое исследование структурно-молекулярных особенностей их геномов сможет предоставить систематикам новые данные.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 08-08-00391, 07-04-00268).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 123—127.

Брач Н. Б. Внутривидовое разнообразие льна (*L. usitatissimum* L.) и его использование в генетических исследованиях и селекции: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2007. 38 с.

Григорьева В. В. Морфология пыльцевых зерен рода *Linum* (*Linaceae*) флоры СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1409—1417.

Егорова Т. В. Семейство *Linaceae* DC. ex S. F. Gray — Льновые // Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9. С. 346—361.

Кутузова С. Н., Гаврилюк И. П., Эгги Э. Э. Перспективы использования белковых маркеров в уточнении систематики и эволюции рода *Linum* // Тр. по ботанике, генетике и селекции. 1999. Т. 156. С. 29—39.

Лемеш В. А., Шут М. В., Хотылева Л. В. RAPD-анализ межвидового полиморфизма льна (род *Linum*) / Вестн. ВОГиС. 2005. Т. 9. № 4. С. 490—494.

Марценицина К. К. Хромосомы некоторых видов рода *Linum* L. / Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17. Вып. 3. С. 253—262.

Муравенко О. В., Саматадзе Т. Е., Попов К. В. и др. Сравнительное исследование геномов двух видов льна по рисункам С-окраски хромосом // Генетика. 2001. Т. 37. № 3. С. 332—335.

Муравенко О. В., Лемеш В. А., Саматадзе Т. Е. и др. Сравнение геномов трех близкородственных видов льна и их гибридов с использованием хромосомных и молекулярных маркеров // Генетика. 2003. Т. 39. № 4. С. 510—518.

Муравенко О. В., Амосова А. В., Саматадзе Т. Е. и др. Хромосомная локализация 5S и 45S рибосомной ДНК у видов рода *Linum* L. секции *Linum* (syn. = *Protolinum* и *Adenolinum*) // Генетика. 2004. Т. 40. № 2. С. 256—260.

Оптасюк О. М. Систематичний огляд роду *Linum* L. флори України // Укр. бот. журн. 2007. Т. 64. № 2. С. 229—241.

Пробатова Н. С. Семейство Льновые — *Linaceae* S. F. Gray / Под ред. С. С. Харкевича. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 133—136.

Светлова А. А. Таксономический обзор видов секции *Adenolinum* (Reichenb.) Juz. рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Северной Евразии // Новости систематики высших растений. СПб., 2005. Т. 37. С. 112—133.

Светлова А. А. Род *Linum* L. (*Linaceae* DC. ex Perleb) во флоре Северной Евразии: систематика, география, эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 26 с.

Светлова А. А. Ультраскульптура семян и анатомическое строение семенной кожуры видов секций *Stellerolinum*, *Linum*, *Heleolinum*, *Linopsis* и *Cathartolinum* рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 8. С. 1076—1081.

Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868—1875.

Семенова О. Ю., Саматадзе Т. Е., Зеленин А. В., Муравенко О. В. Сравнительное изучение геномов видов льна секций *Adenolinum* и *Stellerolinum* с использованием флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH) // Биологические мембраны. 2006. Т. 23. № 6. С. 453—460.

Юзепчук С. В. Семейство Льновые — *Linaceae* Dumort. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 84—146.

Chennaveeraiah M. S., Joshi K. K. Karyotypes in cultivated and wild species of *Linum* // Cytologia. 1983. Vol. 48. P. 833—841.

Gill K. S., Yermanos D. M. Cytogenetic studies on the genus *Linum* II. Hybrids among taxa with nine as the haploid chromosome number // Crop science. 1967. Vol. 7. P. 627—631.

Muravenko O. V., Amosova A. V., Samatadze T. E. et al. 9-Aminoacridine-an efficient reagent to improve human and plant chromosome banding patterns and to standardize chromosome image analysis // Cytometry. 2003. Vol. 51. P. 52—57.

Ockendon D. J., Walters S. M. Linum L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 206—211.

Planchon J. E. Sur le famille des Lineés // London J. Bot. 1847. Vol. 6. P. 588—603.

Planchon J. E. Sur le famille des Lineés // London J. Bot. 1848. Vol. 7. P. 165—186, 473—501, 507—528.

Ray C. Cytological studies on the flax genus (*Linum*) // Amer. Journ. Bot. 1944. Vol. 31. P. 241—248.

Saad S. I. Pollen morphology and sporoderm stratification in *Linum* // Grana Palinologia. 1961a. Vol. 3. N 1. P. 109—129.

Saad S. I. Phylogenetic development in the apertural mechanisms of *Linum* pollen grains // Pollen et Spores. 1961b. Vol. 3. N 1. P. 33—45.

Schweizer D. Fluorescent chromosome banding in plants: applications, mechanisms and amplications for chromosome structure // The Plant Genome / Eds in D. R. Davids, D. A. Hopwood. Norwich. U. K., 1980. P. 61—72.

Seetharam A. Interspecific hybridization in *Linum* // Euphytica. 1972. Vol. 21. P. 489—495.

Yong-Bi Fu, Peterson G., Diederichsen A., Richards K. W. RAPD analysis of genetic relationships of seven flax species in the genus *Linum* L. // Gen. Res. Crop Evol. 2002. Vol. 49. P. 253—259.

SUMMARY

Chromosome numbers of seven species of the genus *Linum* L. section *Linum*, *Adenolinum* and *Stellerolinum* have been studied. The chromosome numbers for *L. squamulosum* Rudolphi (2n = 18) and *L. komarovii* Juz. (2n = 18) of the section *Adenolinum* were revealed for the first time. The chromosome numbers of *L. decumbens* Desf. (2n = 16) and *L. narbonense* L. (2n = 28) from the section *Linum*, *L. extraaxillare* Kit. (2n = 4x = 36) and *L. pallescens* Bunge (2n = 18) from the section *Adenolinum*, and *L. stelleroides* Planch. (2n = 18) from the section *Stellerolinum* were confirmed. Karyotype formulas of the studied species are presented. Similarity of *L. stelleroides* karyotype with karyotypes of species from the section *Adenolinum*, as well as of *L. grandiflorum* karyotype with previously studied *L. decumbens* Desf. karyotype was revealed. Peculiarities of chromosome morphology in *L. narbonense* karyotype agree with placing of this species in the subsection *Nervosa* according to anatomic-morphologic characters.

УДК 576.316.7 : 582.52/.9(82) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© **N. S. Probatova,[1] J. Chiapella,[2] E. G. Rudyka[1]**

CHROMOSOME NUMBERS IN SOME VASCULAR PLANT SPECIES FROM ARGENTINA

Н. С. ПРОБАТОВА, Х. ЧЬЯПЕЛЬЯ, Э. Г. РУДЫКА.
ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ АРГЕНТИНЫ

[1] Laboratory of Vascular Plants, Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS
159 Stoletya Prospect, 690022, Vladivostok, Russia
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
[2] Laboratorio Molecular, IMBIV, Universidad Nacional de Cordoba
Velez Sarsfield 1601, Ciudad Universitaria, X5016GCA
Cordoba, Argentina
Received 24.06.2008

Somatic chromosome counts were made for 13 plant species from Argentina, including: eight species of *Poaceae*, and one each for *Asteraceae, Boraginaceae, Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Solanaceae.* For two species of *Poaceae* — *Agrostis inconspicua* Kunze ex E. Desv. (2n = 28) and *Poa chonotica* Phil. (2n = 42), the chromosome numbers are reported here for the first time. A new cytotype for *Bothriochloa springfieldii* (Gould) Parodi (2n = 60) is also reported.
Key words: chromosome numbers, vascular plants, *Poaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Poaceae, Solanaceae,* Argentina.

Plants were grown by N. Probatova at the greenhouse in Vladivostok, from seeds taken from duplicates of herbarium specimens collected by J. Chiapella in Argentina and preserved in the Herbarium VLA (Vladivostok). Fixation of root tips was accomplished using a freshly mixed 3:1 solution of ethanol (96 %): glacial acetic acid; the root tips were then squashed, and stained with iron haematoxylin (Smirnov, 1968). Chromosome counts were performed by E. Rudyka. The paper was prepared by Probatova and Chiapella. Nomenclature for *Poaceae* follows Soreng et al. (2003) and Zuloaga et al. (2003); for all other families, we followed Zuloaga and Morrone (1999). Newly studied species are indicated by an asterisk (*).

ASTERACEAE

Tessaria dodoneifolia (Hook. et Arn.) Cabrera, **2n = 20.** VLA 9793, Argentina, Province of Mendoza, Departamento Capital, Parque General San Martén, CRYCIT campus, surroundings of the Herbarium MERL, 21 III 2003, coll. J. Chiapella 960.

Our count agrees with a previous report by Hunziker et al. (1990) for a more northern locality (Catamarca Province); this chromosome number is the same for other species of *Tessaria* from Argentina. Some species, except *T. dodoneifolia,* have *B*-chromosomes (see: Bolkhovskikh et al., 1969; Waisman et al., 1984; Hunziker et al., 1990). *T. dodoneifolia* is a polymorphic bush or small tree, that is found in wet, low salty places or on the shores of rivers or wetlands (Ariza Espinar, 1979). About eight species of *Tessaria* occur in South America; four are frequent in Argentina, excluding Patagonia (Freire, 1995). The sweet leaves of this species have been used in popular medicine (Del Vitto et al., 1997).

BORAGINACEAE

Cynoglossum creticum Mill., **2n = 24.** VLA 9778, Argentina, Province of Neuquén, Departamento Los Lagos, Route 231, side of the road, mixed forest of *Nothofagus dombeyi* and *Austrocedrus chilensis,* 18 II 2003, coll. J. Chiapella 825.

Nearly all the reports for *C. creticum* of Europe and North Africa indicate the same chromosome number: 2n = 24 (see: Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1981, 1984, 1988, 1990, 1998, 2000, 2003), except for one count of 2n = 48 from Syria (Kliphuis and Barkoudah, 1977). Our count is consistent with most previous reports, and it represents the southernmost population studied. The genus *Cynoglossum* L. comprises c.50 species of temperate and subtropical regions (Correa, 1999). *C. creticum* is a common weed of Mediterranean origin and is widely distributed in Europe, including Russia (see Cherepanov, 1995); it is one of the two species from this genus (together with *C. amabile* Stapf and J. R. Drumm.) that has been introduced to Argentina and is the only that is naturalized in Patagonia (Correa, 1999).

CAESALPINIACEAE

Gleditsia triacanthos L., **2n = 28.** VLA 9777, Argentina, Province of Buenos Aires, Departamento Moreno, junction of the Acceso Oeste motorway and Int. Gnecco street, abandoned field, 23 III 2003, coll. J. Chiapella 980.

All the species of *Gleditsia* studied so far have 2n = 28 (see Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1981, 1984, 1990, 1991). A count of 2n = 28 was determined for the South American species *G. amorphoides* (Gris.) Taub., from Argentina (Castronovo, 1945); ours is the first count for *G. triacanthos* in Argentina. The genus *Gleditsia* L. contains c.14 spp. with a disjunctive distribution in eastern North America, northern Argentina and adjacent regions of Brazil, Paraguay and Uruguay, the regions surrounding the Caspian Sea and southeastern Asia (Robertson and Lee, 1976; Mabberley, 1987). Two species occur in Argentina: the native *G. amorphoides* and the introduced and naturalized *G. triacanthos* (Ulibarri, 1997).

MIMOSACEAE

Prosopis chilensis (Molina) Stuntz, **2n = 28.** VLA 9789, Argentina, Province of Mendoza, Departamento Capital, Parque General San Martín, CRYCIT campus, 21 III 2003, coll. J. Chiapella 962.

This is a genus with variable chromosome numbers; counts of 2n = 26, 28, 52, 56 (see Index.., 1985, 2003) have been reported. Most of the species studied in Argentina have 2n = 26, 28 (Hunziker et al., 1975; Index.., 2003). *Prosopis* L. is a predominantly American genus with c. 40 species distributed from the USA to central Argentina and Chile (Burkart, 1976); some isolated species are also found in the western Mediterranean, Russia, India, Iran, and Africa (Bernardi, 1984; Cherepanov, 1995). *P. chilensis* is a polymorphic fast-growing species extending from central Peru and Bolivia to central Argentina.

POACEAE

Agrostis inconspicua* Kunze ex E. Desv. (*A. aireformis* Steud.; *A. airoides* Franch.), **2n = 28. VLA 9786, Argentina, Rio Negro, Departamento Bariloche, Villa Tacul, close to Llao Llao, coast of Nahuel Huapi Lake, humid forest of *Nothofagus dombeyi*, 18 II 2003, coll. J. Chiapella 838, 841.

No previous chromosome count for this species was found. *Agrostis* L. comprises nearly 220 species distributed throughout cold and cold-temperate regions of the world, and also in mountainous regions of the tropics (Tzvelev, 1976, 1989; Clayton, Renvoize, 1986). There is an important centre of diversification in the Andes of central Argentina and Chile and in Patagonia, with 29 native taxa (Rugolo and Molina, 1994). *A. inconspicua* is distributed in Argentina and Chile, in forests with altitudes up to 2400 m (Rugolo and Molina, 1997).

Anisantha tectorum (L.) Nevski (*Bromus tectorum* L.), **2n = 14.** VLA 9772, Argentina, Neuquén, Departamento Los Lagos, Route N 231, side of the road, mixed forest of *Nothofagus dombeyi* and *Austrocedrus chilensis,* 18 II 2003, coll. J. Chiapella 807.

Several counts of 2n = 14 exist for this taxon (see: Bolkhovskikh et al., 1969; Agapova et al., 1993; Index.., 1981, 1984, 1985, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003, mostly as „*Bromus tectorum*"). *Bromus* L. (s. lat.) comprises c.150 species widespread in temperate regions (Clayton, Renvoize, 1986); it is represented in Argentina by 30 species; *B. tectorum* L. (= *Anisantha tectorum*) is an introduced weed from Europe (Gutiérrez, Pensiero, 1998).

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm., **2n = 40.** VLA 9781, Argentina, Buenos Aires, Departamento Moreno, junction of the Acceso Oeste motorway and Int. Gnecco street, ruderal vegetation in an abandoned field, 23 III 2003, coll. J. Chiapella 969, 971, 972.

Several counts with 2n = 50, 54 and 80 (see Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1981, 1985) were reported for *A. affinis*, a taxon now considered to be conspecific with *A. fissifolius* (Zuloaga et al., 2003). Counts for *A. fissifolius* of 2n = 20, 40, 60 have been reported (see: Index.., 1981, 1998). The basic chromosome number for the genus *Axonopus* is x = 10; most reported numbers are 2n = 20, 40, 60, 80 (see: Index.., 1984, 1998, 2003). *Axonopus* P. Beauv. is a mostly tropical or subtropical genus with c.110 species in America, one species in Africa (Clayton, Renvoize, 1986) and nine species in Argentina (Zuloaga, Morrone, 2003).

Bothriochloa springfieldii (Gould) Parodi, ***2n = 60.** VLA 9779, Argentina, Mendoza, Departamento Capital, Parque General San Martín, CRYCIT campus, surroundings of the Herbarium MERL, 21 III 2003, coll. J. Chiapella 929.

Chromosome counts reported so far indicate 2n = 40 (see: Index.., 1998) and 2n = 120 (see: Bolkhovskikh et al., 1969). The present count of 2n = 60 (6x) is therefore the hexaploid cytotype. About 35 species of *Bothriochloa* Kuntze are widely distributed in warm regions (Clayton, Renvoize, 1986); one of the 11 spp. present in Argentina.

B. springfieldii is a good forage grass with a disjunctive north (Mexico and USA) — south (Argentina and Bolivia) distribution (Vega, 2000).

Elymus angulatus J. Presl, **2n = 28.** VLA 9784, Argentina, Neuquén, Departamento Los Lagos, Route 231, side of the road, mixed forest of *Nothofagus dombeyi* and *Austrocedrus chilensis,* 18 II 2003, coll. J. Chiapella 811; VLA 9780, Argentina, Rio Negro, Departamento Bariloche, Cerro Cireco, close to «Refugio Challhuaco», shaded understory forest of *Nothofagus pumilio*, 18 II 2003, coll. J. Chiapella 857.

Some counts have been reported for taxa considered by Soreng et al. (2003) to be synonyms of *E. angulatus*; all them show 2n = 28: *E. andinus* Poepp. ex Trin. (Dubcovsky et al., 1989, 1992), *E. gayanus* E. Desv. (Dubcovsky et al., 1992). A meiotic count under the name *E. angulatus* also exhibited an n = 14 (see: Index.., 1968). The chromosome number of 2n = 28 is the most common for the genus. *Elymus* L. comprises c.150 taxa common in temperate regions of the world (Tzvelev, 1976, 1989; Clayton, Renvoize, 1986). Some disagreement exists in the delimitation of South American species: Seberg and Petersen (1998) grouped together in *E. angulatus* several taxa recognized as different species by Hunziker (1998) and Hunziker and Xifreda (2000); this resulted in a rather heterogeneous taxon with a widespread geographic distribution and very large ecological range.

Holcus lanatus L., **2n = 14.** VLA 9785, Argentina, Santa Cruz, Departamento Lago Argentino, Parque Nacional Los Glaciares, *Nothofagus pumilio* forest, 26 II 2003, coll. J. Chiapella 919.

Many counts exist for this species; almost all (including the present) indicate 2n = 14, and more rarely counts of 2n = 14 + 0-2B, 14 + 1-2B (see: Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 1996, 2000, 2003, 2006; Agapova et al., 1993). *Holcus* L. is a Mediterranean genus that includes six species (Tzvelev, 1976, 1989; Clayton, Renvoize, 1986); *H. lanatus* was introduced in Patagonia (Nicora, 1978).

Poa chonotica* Phil. (*P. borchersii* Phil.), **2n = 42. VLA 9817, Argentina, Rio Negro, Departamento Bariloche, Cerro Cireco, close to the refugio Challhuaco, *Nothofagus pumilio* forest, 23 II 2003, coll. J. Chiapella 835.

The chromosome number for this species is reported here for the first time. *P. chonotica* is somewhat similar morphologically and cytologically to *Arctopoa eminens* (J. S. Presl) Probat. (=*Poa eminens* J. S. Presl). The chromosome number 2n = 42 is common in the genus *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (=*Poa* subgen. *Arctopoa* (Griseb.) Probat.) (Probatova, 1974, 2003). The similarities suggest a closer relationship of the South American group *Andinae* to *Arctopoa,* rather than to *Poa* s. str. The genus *Poa* L. is divided into three subgenera: *Arctopoa*, *Andinae* and *Poa* (Soreng, 1998); the section *Dioicopoa* is included in subgen. *Poa*. Recent molecular studies on *Poa* (including *Arctopoa*) show that *Arctopoa* and *Andinae* differ from *Poa*, and they group together with *Dupontia* and *Arctagrostis* (Nossov et al., 2007).

Setaria parviflora (Poir.) Kerguélen, **2n = 36.** VLA 9791, Argentina, Mendoza, Departamento Capital, Parque General San Martín, CRYCIT campus, surroundings of the Herbarium MERL, 21 III 2003, coll. J. Chiapella 939.

Our tetraploid count (x = 9) represents the southernmost cytotype studied, and agrees with previous counts for this species from Costa Rica (Davidse, Pohl, 1971), Brazil (Oliveira, 1980; Oliveira et al., 1984) and Bolivia (Norrmann et al., 1994) performed for *S. geniculata* (Lam.) Beauv. (= *S. parviflora*). For this species, counts of 2n = 36, 72 have been reported in the literature (see: Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1968, 1981, 1984, 1985, 1990, 1994, 2000). The genus *Setaria* P. Beauv. comprises c.100 mostly tropical and sub-

tropical species; some taxa are also present in temperate regions (Tzvelev, 1976, 1989; Clayton, Renvoize, 1986). *S. parviflora* is a widespread weed that ranges from New York to northern Patagonia (Pensiero, 1999).

SOLANACEAE

Solanum elaeagnifolium Cav., **2n = 24.** VLA 9796, 9807, Argentina, Province of Mendoza, Departamento Capital, Parque General San Martín, CRYCIT campus, surroundings of the herbarium MERL, 21 III 2003, coll. J. Chiapella 952.

Several counts exist for *S. elaeagnifolium*, mostly with 2n = 24, 72 (Bolkhovskikh et al., 1969; Index.., 1981); for Argentinean populations of this polymorphic species, counts with 2n = 12, 24, 36 were reported by Moscone (1992). The American species *S. elaeagnifolium* is a widespread shrubby plant that is toxic to livestock; it belongs to subgen. *Leptostemonum* and is naturalized in America and Europe (Matesevach, 2002).

Acknowledgments

N. S. Probatova and E. G. Rudyka thank the financial support of the Russian Fund for Basic Research (RFBR), project N 07-04-00610, 09-04-98570, J. Chiapella — the financial support of the CONICET from Argentina. The authors thank Acad. N. N. Tzvelev (V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg) for useful discussions on several matters.

REFERENCES

Agapova N. D., Arkharova K. B., Vakhtina L. I. et al. Chromosome numbers in flowering plants of the flora of the U.S.S.R. *Moraceae-Zygophyllaceae.* St. Petersbourg. 1993. 430 p. (In Russian).

Ariza Espinar L. Contribución al conocimiento del género *Tessaria* (Compositae) // Kurtziana. 1979. Vol. 12—13. P. 47—62.

Bernardi L. Contribución a la Dendrología paraguayana // Boissiera. 1984. Vol. 35. P. 1—341.

Bolkhovskikh Z., Grif V., Matvejeva T., Zakharyeva O. Chromosome numbers of the flowering plants / Fedorov A. A. (ed.). Leningrad, 1969. 926 p. (In Russian).

Burkart A. A monograph of the genus *Prosopis* (*Leguminosae* Subfam. *Mimosoideae*) // Journ. Arnold Arboretum. 1976. Vol. 57. P. 219—249.

Castronovo A. Estudio cariológico de doce especies de Leguminosas argentinas // Darwiniana. 1945. Vol. 7. P. 38—57.

Cherepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent countries (within the limits of the former USSR). St. Petersbourg, 1995. 992 p. (In Russian).

Clayton W. D., Renvoize S. A. Genera Graminum. Grasses of the World // Kew Bull. 1986. Add. Series XIII. P. 1—389.

Correa M. N. Cynoglossum // Correa M. N. (ed.). Flora Patagónica. INTA, Buenos Aires. 1999. P. 127—128.

Del Vitto L. A., Petenatti E. M., Petenatti M. E. Recursos herbolarios de San Luis (Repūblica Argentina). Primera Parte: Plantas nativas // Multequina. 1997. Vol. 6. P. 49—66.

Dubcovsky J., Lewis S. M., Hopp E. H. Variation in the restriction fragments of 18S-26S rRNA loci in South American *Elymus* (*Triticeae*) // Genome. 1992. Vol. 35. P. 881—885.

Dubcovsky J., Soria M. A., Martínez A. Karyotype analysis of the Patagonian *Elymus* // Bot. Gazette. 1989. Vol. 150. P. 462—468.

Freire S. E. Asteraceae. Tribu IV. *Inuleae* // Flora Fanerogámica Argentina. Vol. 14. 1995. P. 1—60.

Gutiérrez H. F., Pensiero J. F. Sinopsis de las especies argentinas del género *Bromus* (*Poaceae*) // Darwiniana. 1998. Vol. 35. P. 75—114.

Hunziker J. H. Elymus hitchcocki y *E. scabrifolius*, dos especies sudamericanas afines que han sido consideradas coespecificas // Darwiniana. 1998. Vol. 35. P. 167—168.

Hunziker J. H., Escobar A., Xifreda C. C., Gamerro J. C. Estudios cariológicos en *Compositae*. VI // Darwiniana. 1990. Vol. 30. P. 115—121.

Hunziker J. H., Poggio L., Naranjo C. A. et al. Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (*Leguminosae*) // Canad. Journ. Genet. Cytol. 1975. Vol. 17. P. 253—262.

Hunziker J. H., Xifreda C. C. Observations on the taxonomy of South American *Elymus* (*Poaceae*) // Kurtziana. 2000. Vol. 28. P. 287—295.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by R. Ornduff // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by P. Goldblatt // Monograph. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by P. Goldblatt // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by P. Goldblatt and D.E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.; *Index* to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.; *Index* to plant chromosome numbers 2001—2003 / Ed. by P. Goldblatt and D. E. Johnson // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2006. Vol. 106. 242 p.

Kliphuis E., Barkoudah Y. I. Chromosome numbers in some Syrian Angiosperms // Acta Botanica Neerlandica. 1977. Vol. 26. P. 239—249.

Mabberley D. J. The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants. Cambridge, 1987. 706 p.

Matesevach M. Solanum Subgen. *Leptostemonum* (Dunal) Bitter // Flora Fanerogámica Argentina. 2002. Vol. 256. P. 1—35.

Moscone E. A. Estudios de cromosomas meióticos en *Solanaceae* de Argentina // Darwiniana. 1992. Vol. 31. P. 261—297.

Nicora E. G. Gramineae // Correa M. N. (Ed.) Flora Patagónica. Part 3. 1978. Buenos Aires, 563 p.

Norrmann G. A., Quarin C. L., Killeen T. J. Chromosome numbers in Bolivian grasses // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1994. Vol. 81. P. 768—774.

Nossov N. N., Kim E. C., Machs E. M. et al. Molecular-phylogenetic analysis of the genus *Poa* s. l. // Computational phylogenetics and molecular systematics «CPMS' 2007». Moscow, Russia, 2007. P. 216—222.

Oliveira Freitas Sacchet A. M. Chromosome number reports LXIX // Taxon. 1980. Vol. 29. P. 703—704.

Oliveira Freitas Sacchet A.M., Boldrini I. I., Born G. G. Cytogenetics and evolution of the native grasses of Rio Grande do Sul, Brazil. *Setaria* Beauv. (*Gramineae*) // Revista Brasileira de Genetica. 1984. Vol. 7. P. 535—548.

Pensiero J. F. Las espécies sudamericanas del género *Setaria* (*Poaceae, Paniceae*) // Darwiniana. 1999. Vol. 37. P. 37—151.

Pohl R. W., Davidse G. Chromosome numbers of Costa Rican Grasses // Brittonia. 1971. Vol. 23. P. 293—324.

Probatova N. S. De genere novo *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*) // Novitates systematicae plantarum vascularium. 1974. Vol. 11. P. 44—54. (In Russian).

Probatova N. S. The genus *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*): taxonomy, chromosome numbers, biogeography and differentiation // V. L. Komarov Memorial Lectures (Vladivostok). 2003. Issue 49. P. 89—130. (In Russian).

Robertson K. R., Lee Y. T. The genera of *Caesalpinioideae* (*Leguminosae*) in the southeastern United States // Journ. Arnold Arboretum. 1976. Vol. 57. P. 1—53.

Rugolo de Agrasar Z., Molina A. M. Las especies del género *Agrostis* (*Gramineae*: *Agrosteae*) para América Austral // Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica, Mar del Plata, Argentina. 1994. P. 280.

Rugolo de Agrasar Z., Molina A. M. Las especies del género *Agrostis* (*Gramineae*: *Agrosteae*) de Chile // Gayana Botánica. 1997. Vol. 54. P. 91—156.

Seberg O., Petersen G. A taxonomic revision of the genus *Elymus* L. s. l. (*Poaceae*, *Triticeae*) in South America // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1998. Bd 120. S. 503—543.

Smirnov Y. A. A rapid method for the study of somatic chromosomes in fruit crops // Cytologia. 1968. Vol. 10. P. 1601—1603. (In Russian).

Soreng R. J. An infrageneric classification for *Poa* in North America, and other notes on sections, species, and subspecies of *Poa, Puccinellia* and *Dissanthelium* (*Poaceae*) // Novon. 1998. Vol. 8. P. 187—202.

Soreng R. J., Peterson P. M., Davidse G. et al. Catalogue of New World Grasses (*Poaceae*): IV. Subfamily *Pooideae* // Contributions from the United States National Herbarium. 2003. Vol. 48. P. 1—730.

Tzvelev N. N. Poaceae of the USSR. Leningrad, 1976. 788 p. (In Russian).

Tzvelev N. N. The system of Grasses (*Poaceae*) and their evolution // Bot. Review. 1989. Vol. 55. P. 141—204.

Ulibarri E. A. Fabaceae. Parte 1. Flora Fanerogámica Argentina. 1997. Vol. 128. P. 1—26.

Vega A. S. Revisión taxonómica de las espécies americanas del género *Bothriochloa* (*Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae*) // Darwiniana. 2000. Vol. 38. P. 127—186.

Waisman C. E., Rozenblum E., Hunziker J. H. Estudios cariológicos en *Compositae*. I // Darwiniana. 1984. Vol. 25. P. 217—226.

Zuloaga F. O., Morrone O. (eds). Catálogo de las plantas vasculares de la Argentina. Dicotyledoneae // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1999. Vol. 74. P. 1—1246.

Zuloaga F. O., Morrone O., Davidse G. et al. Catalogue of New World Grasses (*Poaceae*): III. Subfamilies *Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae* and *Danthonioideae* // Contributions from the United States National Herbarium. 2003. Vol. 46. P. 1—662.

РЕЗЮМЕ

Приводятся числа хромосом (2n) для 13 видов сосудистых растений из Аргентины, представляющих семейства *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Caesalpiniaceae*, *Mimosaceae*, *Poaceae*, *Solanaceae*. Для двух видов злаков числа хромосом определены впервые — *Agrostis inconspicua* Kunze ex E. Desv. (2n = 28) и *Poa chonotica* Phil. (2n = 42). Новое число хромосом установлено у *Bothriochloa springfieldii* (Gould) Parodi (2n = 60).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 581.92 (47 + 57) : 58

© **А. В. Бобров,[1] М. С. Романов,[2] П. И. Токарев,[3] Е. С. Чавчавадзе,[4] А. Пальмарола Бехерано[5]**

АЛЕКСАНДР ПАВЛОВИЧ МЕЛИКЯН (26.05.1935—22.08.2008)

A. V. F. Ch. BOBROV, M. S. ROMANOV, P. I. TOKAREV, E. S. CHAVCHAVADZE, A. PALMAROLA BEJERANO. ALEXANDER PAVLOVICH MELIKIAN (26.05.1935—22.08.2008)

[1] Географический факультет, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы
Факс (495) 932-88-36
E-mail: avfch_bobrov@mail.ru
[2] Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
Факс (495) 977-91-72
E-mail: romanovmikhail@hotmail.com
[3] Биологический факультет, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992, Москва, Воробьевы горы
[4] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: echavcha@yandex.ru
[5] Jardín Botánico Nacional, Unversidad de La Habana
Carretera «El Rocío», km 3 ½, Calabazar, Boyeros, C. P. 19230, Ciudad de La Habana, Cuba
E-mail: apalmarola@gmail.com
Поступила 24.11.2008

22 августа 2008 г. отечественная наука понесла невосполнимую утрату — ушел из жизни Александр Павлович Меликян.

А. П. родился 26 мая 1935 г. в Тифлисе. Родители — Павел Александрович, инженер, и Сирануйш Христофоровна, преподаватель иностранных языков. В 1954 г. Александр Меликян с золотой медалью окончил 9-ю мужскую школу Тбилиси, а также музыкальную школу по классу рояля. В том же году А. П. поступил на агрономический факультет Тбилисского сельскохозяйственного института, а в 1957 г. перевелся на биологический факультет Ереванского университета. Окончив его в 1960 г. с отличием, А. П. поступил в аспирантуру, будучи одновременно командирован на кафедру ботаники Ленинградского университета. Именно здесь, работая под руководством академика А. Л. Тахтаджяна, профессоров А. И. Толмачева, П. А. Баранова и В. К. Василевской, А. П. Меликян защитил в 1964 г. кандидатскую диссертацию «Сравнительная анатомия спермодермы представителей порядка *Nymphaeales*». Вернувшись в Ереванский университет, А. П. поступил работать на кафедру ботаники, а в 1972 г. возглавил ее; с 1975 г. он руководил также кафедрой агрохимии и почвоведения. В 1973 г. А. П. защитил докторскую диссертацию «Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой», через год получил профессорское звание и с 1977 г. работал на кафедре высших растений Московского государственного университета (МГУ).



А. П. разработал и в течение более 40 лет читал в Ереванском и Московском университетах курсы «Систематика высших растений», «Сравнительная анатомия высших растений», «Фитоценология», «География растений», «Растительность и флора Армении», «Филогения цветковых растений», «Общая ботаника — высшие растения», «Архегониальные растения», «Морфология репродуктивных органов покрытосеменных», «Репродуктивная биология семенных растений». Также А. П. долгие годы преподавал на факультете повышения квалификации (ФПК) и подготовительном факультете МГУ, читал лекции по биологии студентам режиссерского отделения ВГИК, работал приглашенным профессором в Ленинградском, Рижском, Ереванском, Карагандинском, Ташкентском, Рязанском, Сахалинском и Дальневосточном университетах, проводил семинары для преподавателей высшей школы в Твери, Туле, Воронеже, Волгограде. В 1986 г. по приглашению Артура Кронквиста, Эрнста Майра и Уильяма Тернера А. П. Меликян посетил США, где читал курсы лекций по репродуктивной биологии и поведению растений для студентов и аспирантов Колумбийского, Гарвардского, Корнельского, Миссурийского и Техасского университетов. А. П. организовывал и проводил полевые практики для студентов Ереванского и Московского университетов — в Закавказье, Прибалтике, на Белом море, в Мордовии, Подмосковье, Болгарии, Чехии, Восточной Германии. Он также руководил летними практиками студентов Софийского университета в Центральной России, в Ленинградской области и в Латвии.

Под руководством А. П. Меликяна защищено более 95 дипломных работ, более 20 кандидатских и 5 докторских диссертаций, количество оппонированных и рецензированных им диссертаций едва ли можно определить даже приблизительно.

Круг научных интересов А. П. был необычайно широк: экология и география растений, фитоценология, бриология, эволюционная морфология и филогенетическая систематика сосудистых растений, морфология репродуктивных органов семенных растений, карпология, репродуктивная биология цветковых, этноботаника. Исследованиями структуры семян нимфейных А. П. заложил основы использования данных сравнительной анатомии семян при решении филогенетических и систематических проблем. Методология исследования семян покрытосеменных, разработанная А. П. Меликяном, была развита выдающимся английским ботаником Э. Дж. Г. Корнером, а также использована в коллективной монографии «Сравнительная анатомия семян», издающейся Ботаническим институтом РАН под редакцией академика А. Л. Тахтаджяна. В Московском университете под влиянием профессора Н. Н. Кадена А. П. заинтересовался исследованиями плодов, возглавив в 1993 г. задуманный совместно с чл.-корр. РАН, проф. В. Н. Тихомировым проект «Сравнительная карпология цветковых растений». А. П. организовал исследова-

ния плодов архаических групп *Magnoliophyta*, которые и должны быть описаны в 1-м томе планируемой многотомной сводки. Большое внимание А. П. уделял совершенствованию методик изучения плодов, унификации терминологии, разработке методологии использования результатов карпологических исследований в современной филогенетической систематике.

А. П. Меликян — автор более 220 научных работ, редактор и рецензент более 15 монографий и учебников, член 4 советов по защите докторских диссертаций (в МГУ и ГБС РАН), многолетний эксперт Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и благотворительного фонда Потанина, эксперт ВАК РФ (с 2006 г.), председатель ГАК биологического факультета Тверского университета, член Русского ботанического общества, председатель секции ботаники Московского общества испытателей природы, почетный профессор Московского университета, Соросовский профессор, он награжден медалями «Ветеран труда» (1989 г.) и «850-летие Москвы» (1997 г.).

Все свои силы без остатка А. П. отдавал беззаветному служению любимой науке. Совмещая колоссальную учебную нагрузку и многоплановые исследования с разнообразными административными делами, А. П. всегда находил в жизни место для литературы, философии, музыки. Глубина профессиональных познаний А. П. сопоставима лишь с широтой его человеческого кругозора, составлявшей одну из наиболее притягательных черт этой одаренной и яркой личности. А. П. были присущи жизнелюбие, неиссякаемый оптимизм, казавшиеся бесконечными запасы юмора и самоиронии. Его экспромты моментально становились «крылатыми фразами», разлетаясь по университету, а многочисленные ученики А. П. повторяют их сейчас в Германии, Греции, Македонии, Армении, Ливане, Иране, США, на Кубе и Украине. Но, несомненно, главной чертой Александра Павловича была не поколебленная никакими жизненными передрягами (и их было немало!) любовь к людям. В доброте, поражавшей всех, кто соприкасался с А. П., покорявшей его коллег и многочисленных учеников, ни разу ему не изменившей, кроется, вероятно, секрет безграничного человеческого обаяния А. П.

Дело жизни А. П. Меликяна, жизни яркой, полной трудностей и счастливой, продолжается его учениками. Созданная профессором Меликяном школа — нерукотворный памятник выдающемуся ученому и учителю, и сама память о необыкновенном, безгранично преданном науке человеке, страстно любившем жизнь, остались после его ухода. Requiscat in pace.

ВАЖНЕЙШИЕ ПУБЛИКАЦИИ А. П. МЕЛИКЯНА[1]

1964. Сравнительная анатомия спермодермы некоторых представителей семейства *Nymphaeaceae* // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 432—436.

Гистогенез спермодермы у *Brasenia schreberi* Gmel. и *Nymphaea capensis* Thunb. // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. № 9. Вып. 2. С. 121—125.

О кариотипе *Barclaya longifolia* Wall. // Бот. журн. Т. 49. № 4. С. 585—586. (Совместно с А. П. Соколовской).

1968. Положение семейств *Buxaceae* и *Simmondsiaceae* в системе // Бот. журн. Т. 53. № 8. С. 1043—1047.

Анатомия стеблей некоторых видов *Cuscuta* L. в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. Т. 21. № 7. С. 79—86. (Совместно с Н. С. Ханджян).

[1] Составлено А. И. Константиновой.

Значение признаков анатомического строения семенной кожуры для видовой таксономии (на примере рода *Alisma* L.) // Уч. зап. ЕрГУ. Естеств. науки. № 2. С. 158—161.

1970. Место в системе и филогенетические связи семейства *Ceratophyllaceae* // Флора, растительность и растительные ресурсы Арм. ССР. Вып. 5. С. 8—15.

1971. Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* L. в связи с их филогенией // Биол. журн. Армении. Т. 24. № 2. С. 54—60.

Анатомическое строение спермодермы представителей родов *Liquidambar* L. и *Altingia* Nor. в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. Т. 24. № 10. С. 50—55.

1972. К вопросу о признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений // Докл. АН Арм. ССР. Т. 50. № 4. С. 239—243.

Строение оболочки семени родов *Rhodoleia*, *Exbucklandia* и *Chunia* в связи с их местом в семействе *Hamamelidaceae* // Биол. журн. Армении. Т. 25. № 5. С. 39—45.

Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой // Бот. журн. Т. 57. № 10. С. 1271—1277. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

1973. Типы семенной кожуры близких к *Hamamelidaceae* семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями // Бот. журн. Т. 58. № 3. С. 350—359.

1975. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. Т. 60. № 8. С. 1123—1133. (Совместно с Л. Г. Мурадян).

Сравнительно-анатомическое и палинологическое исследование представителей рода *Fritillaria* L. // Биол. журн. Армении. Т. 28. № 11. С. 61—67. (Совместно с К. Г. Авакян).

Сравнительная анатомия спермодермы и систематика цветковых растений // XII Междунар. ботан. конгресс. Тезисы. Л. Т. 1. С. 28.

1977. Вопросы экологии и систематики семейств *Frankeniaceae* // Биол. журн. Армении. Т. 30. № 4. С. 46—57. (Совместно с К. Г. Авакян и Б. И. Дильдарян).

Сравнительно-анатомическое и палинологическое изучение представителей семейства *Elatinaceae* // Биол. журн. Армении. Т. 30. № 11. С. 44—49. (Совместно с Б. И. Дильдарян).

1979. Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен представителей родов *Fritillaria* и *Rhinopetalum* в связи с их систематическими взаимоотношениями // Учен. зап. ЕрГУ. Естеств. науки. № 1. С. 98—102. (Совместно с К. Г. Авакян).

1980. Семя // Под ред А. Л. Тахтаджяна Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 5 (1). С. 84—91. (Совместно с М. Г. Николаевой и Г. А. Комар).

О некоторых генеральных тенденциях эволюции и специализации плодов // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наукова думка. С. 117—125.

1981. Сравнительная анатомия спермодермы *Lardizabalaceae* и близких семейств в связи с их систематикой и филогенией // VI Моск. совещ. по филогении растений. Тезисы. М. С. 21—27.

1982. О происхождении и основных направлениях эволюции плодов и семян покрытосеменных // Вестн. Ленингр. ун-та. № 9. Вып. 2. С. 23—30. (Совместно с В. К. Василевской).

1984. Цели и задачи систематики растений. М.: Знание. 64 с.

1985. Сем. *Butomaceae*. Сем. *Alismataceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Л.: Наука. С. 33—34; 36—38.

1988. Сем. *Illiciaceae*. Сем. *Schisandraceae*. Сем. *Sargentodoxaceae* // Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 2. Л.: Наука. С. 48—49; 49—50; 165—167.

Сем. *Berberidaceae*. Сем. *Nandinaceae* // Там же. С. 185—191; 191—192. (Совместно с Т. Д. Вышенской).

Сем. *Lardizabalaceae* // Там же. С. 163— 165. (Совместно с Г. А. Комар).

Сем. *Winteraceae*. Сем. *Nymphaeaceae* // Там же. С. 44—47; 140—147. (Совместно с Е. Н. Немирович-Данченко).

Сем. *Degeneriaceae*. Сем. *Magnoliaceae*. Сем. *Eupomatiaceae* // Там же. С. 8—10; 11—17; 18—19. (Совместно с М. А. Плиско).

Сем. *Himantandraceae*. Сем. *Calycanthaceae* // Там же. С. 10—11; 72—75. (Совместно с Е. Ф. Черняковской).

1989. Ультраструктура кутикулы плода яблони (*Malus domestica* L.) // Бот. журн. Т. 74. № 6. С. 328—332. (Совместно с Т. Х. Кумаховой).

1990. Сравнительное исследование плодов и семян представителей семейства *Phytolaccaceae* R. Br. // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. М.: Наука. С. 151—180.

1991. Сем. *Phytolaccaceae*. Сем. *Achatocarpaceae*. Сем. *Barbeuiaceae*. Сем. *Stegnospermataceae*. Сем. *Tetracentraceae*. Сем. *Cercidiphyllaceae*. Сем. *Eucommiaceae*. Сем. *Hamamelidaceae*. Сем. *Rhodoleiaceae*. Сем. *Altingiaceae*. Сем. *Platanaceae*. Сем. *Paracryphiaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 3. Л.: Наука. С. 8—9; 10—11; 11; 27—28; 100; 101; 104; 105—107; 108; 109—110; 110—112; 175.

Сем. *Eupteleaceae* // Там же. С. 102—103. (Совместно с И. А. Корчагиной).

Опыление цветковых растений // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. 1991. Т. 12. С. 3—50.

Эколого-эволюционные признаки структуры стеблей гаметофитов листостебельных мхов // Филогения и систематика растений. М.: Наука. С. 77—87. (Совместно с С. Фарра).

1992. Сем. *Elatinaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Л.: Наука. С. 11.

1994. Андроцей // Под ред. Т. И. Батыгиной. Эмбриология цветковых растений. Т. 1. СПб.: Мир и семья. С. 34—35.

Цветок // Там же. С. 29—34. (Совместно с В. Н. Тихомировым).

1996. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Моск. совещ. по филогении растений. Материалы. М. С. 86—88.

Сем. *Rosaceae*. Сем. *Chrysobalanaceae*. Сем. *Neuradaceae*. Сем. *Crossosomataceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 5. СПб.: Мир и семья. С. 102—123; 123—125; 125; 126—127. (Совместно с Н. А. Бондарь).

1997. Об особом строении плода у *Amborella trichopoda* Baill. (*Amborellaceae* Pichon, *Laurales* Lindl.) // Междунар. конф. по анат. и морфол. раст. Труды. СПб. С. 91—92. (Совместно с А. В. Бобровым).

О строении наружных покровов семян — эпиматия и ариллуса — у представителей семейства *Podocarpaceae* Endl. 1847 s. l. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 5. С. 46—53. (Совместно с А. В. Бобровым).

Сравнительная карпология представителей семейства *Podophyllaceae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. Вып. 3. С. 58—61. (Совместно с А. А. Черных).

Die Abstammung von supraintegumentalen Samendecken — des Epimatiums und Samenmantels ('Arillus') — bei den Vertretern der Ordnungen *Taxales* und *Podocarpales* // Scripta Bot. Belg. Bd 15. S. 111. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov).

1998. Специфические признаки строения семенной кожуры и возможности их использования в систематике семейства *Podocarpaceae* Endl. 1847 s. l. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 103. Вып. 1. С. 56—62. (Совместно с А. В. Бобровым).

Сравнительная карпология представителей подсемейства *Epimedioideae* (*Berberidaceae*) // Там же. Вып. 5. С. 43—48. (Совместно с А. А. Черных).

1999. Тератология репродуктивных органов хвойных как источник систематической и филогенетической информации // Совещ. по проблемам интродукции хвойных растений в России. Сочи. С. 44—47. (Совместно с А. В. Бобровым).

Seed morphology, anatomy and ultrastructure of *Phyllocladus* L. C. & A. Rich ex Mirb. (*Phyllocladaceae* (Pilg.) Bessey) in connection with generic system and phylogeny // Ann. Bot. (London). 1999. Vol. 83. P. 601—618. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov and E. Yu. Yembaturova).

Carpology of *Lactoridaceae* // XVI Intern. Bot. Congr. Abstracts. St. Louis, USA. P. 709. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov).

A new fruit in *Amborella trichopoda* Baill. (Amborellaceae Pichon) // 14th Symp. Biodivers. 8L Evolutions biol. Jena. S. 122. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov and E. S. Zaitzeva).

2000. Половой полиморфизм. Способы переноса пыльцы и аспекты опыления. Гетерокарпия // Под ред. Т. И. Батыгиной. Эмбриология цветковых растений. СПб.: Мир и семья. Т. 3. С. 73—75; 93—96; 296—298.

Морфология женских репродуктивных органов и опыт построения филогенетической системы порядков *Podocarpales*, *Cephalotaxales* и *Taxales* // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 50—68. (Совместно с А. В. Бобровым).

Особенности строения поверхности экзокарпия представителей семейства *Caryophyllaceae* как систематический признак // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. Вып. 1. С. 54—58. (Совместно с А. Г. Девятовым).

Сем. *Celastraceae*. Сем. *Goupiaceae*. Сем. *Lophopyxidaceae*. Сем. *Stackhousiaceae*. Сем. *Salvadoraceae*. Сем. *Corynocarpaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб.: Наука. С. 123—135; 135—136; 136—137; 137—139; 139—140; 140—142. (Совместно с И. А. Савиновым).

2001. Основные карпологические термины. М.: КМК. 47 с. (Совместно с А. Г. Девятовым).

Филогения *Coniferae* s. l. по данным сравнительной морфологии женских репродуктивных органов // Симпоз., посвящ. памяти С. В. Мейена. Материалы. М. С. 131—135. (Совместно с А. В. Бобровым и А. Н. Сорокиным).

Концепция ревизии порядка *Cupressales* s. l. и систематическое положение рода *Archicyparis* Ohsawa, H. Nishida et Nishida // Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. СПб.: БИН РАН, РБО. С. 30—32. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

2002. Карпология рода *Piper* (*Piperaceae*) // II Междунар. конф. по анат. и морфол. раст. Тезисы. СПб. С. 163. (Совместно с А. Пальмарола Бехерано).

Сравнительная карпология представителей семейства *Lauraceae* // Междунар. научн. конф. по систематике высших растений. Тезисы. М. С. 72—73. (Совместно с Х. Х. Джалиловой).

Морфология репродуктивных органов семейства *Casuarinaceae* R. Br. in Flinders в связи с систематическим положением семейства // Докл ТСХА. Вып. 274. С. 30—34. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Fruit anatomy and phylogenetic position of *Osteophloeum* Warb. (*Myristicaceae*) // Ibid. P. 207—208. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov and M. S. Romanov).

Comparative carpology and systematic of *Trimeniaceae* // Ibid. P. 202. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov, M. S. Romanov and A. N. Sorokin).

2003. Систематика рода *Steganthera* Perkins s. l. (*Monimiaceae—Mollinedioideae—Mollinedieae*) по данным сравнительной карпологии // IV Междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток. С. 214—218. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Особенности диссеминации представителей семейства *Pinaceae*, интродуцированных на Черноморском побережье России // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб. С. 174—175. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Fruit structure and phylogenetic relationships of *Atherospermataceae* // XI съезд РБО. Новосибирск; Барнаул. Т. 1. С. 240—241. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov, M. S. Romanov and A. N. Sorokin).

2004. Fruit structure of 'living fossils' — *Degeneria* (*Degeneriaceae*) and *Paramanglietia* (*Magnoliaceae*) — in connection with early evolution of angiosperms // V чтения памяти А. Н. Криштофовича. Тезисы. СПб. С. 92—93. (Jointly with M. S. Romanov and A. V. F. Ch. Bobrov).

Seed morphology and anatomy of *Austrotaxus spicata* (*Taxaceae*) and its systematic position // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 145. P. 437—443. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov and M. S. Romanov).

2005. Вероятные филогенетические связи рода *Actinotus* (*Umbelliferae—Hydrocotyloideae*) на основании данных сравнительной карпологии // Бот. журн. Т. 90. № 11. С. 1753—1764. (Совместно с А. И. Константиновой).

Опыт реконструкции ранних этапов морфогенеза плодов архаических цветковых // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии. М.: ГЕОС. С. 38—39. (Совместно с М. С. Романовым и А. В. Бобровым).

The reconstruction of early stages of fruit morphogenesis in archaic angiosperms // Ibid. P. 271—276. (Jointly with M. S. Romanov and A. V. F. Ch. Bobrov).

Fruit structure of *Amborella trichopoda* (*Amborellaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 148. N 3. P. 265—274. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov, P. K. Endress, M. S. Romanov et al.).

The carpology of *Illiciaceae* and *Schisandraceae* (*Illiciales*) in connection with relationships of the families // Общие вопросы ботаники. М.: ГЕОС. С. 84—90. (Jointly with M. S. Romanov and A. V. F. Ch. Bobrov).

Comparative carpology and systematic of the family *Malvaceae* // XVII Intern. Bot. Congr. Abstracts. Vienna. P. 436. (Jointly with Kh. Kh. Džhalilova).

2006. О типе плода *Degeneria vitiensis* I. W. Bailey & A. C. Sm. (*Degeneriaceae*) и родственных таксонов архаичных цветковых // Бюл. Главн. бот. сада. Вып. 191. С. 101—120. (Совместно с М. С. Романовым. А. Пальмаролой Бехерано и А. В. Бобровым).

Fruit structure and phylogenetic relationships of *Tricomaria usillo* Hook. et Arn. (*Malpighiaceae*) // I (IX) Междунар. конф. молод. ботаников. СПб. С. 38. (Совместно с А. В. Филоненко, А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

A new class of coniferophytes and its system based on the structure of the female reproductive organs // Komarovia. Vol. 4. P. 47—115. (Jointly with A. V. F. Ch. Bobrov).

Fruit structure of *Sarracenia* L. and *Darlingtonia* Torr. species (*Sarraceniaceae*) // 17th Intern. Symp. Biodivers. & Evolutionsbiol. Bonn. P. 196. (Jointly with O. V. Rimskaya).

2007. Структура плодов интродуцированных в Россию представителей *Palmae* II. *Chamaerops humilis* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб.: БИН РАН. С. 505—507. (Совместно с М. С. Романовым и А. В. Бобровым).

Структура перикарпия представителей семейств *Malvaceae* s. str. и *Sterculiaceae* // Там же. С. 451—452. (Совместно с А. В. Бобровым и Х. Х. Джалиловой).

Сравнительная карпология представителей родов *Physocarpus* и *Sorbaria* (*Rosaceae—Spiraeoideae*) // IV Междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток. С. 242—247. (Совместно с М. С. Романовым и А. В. Бобровым).

Структура плодов *Alcimandra* и положение рода в филогенетической системе семейства *Magnoliaceae* // Там же. С. 272—275. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Fruit structure and systematics of *Monimiaceae* s. s. (*Laurales*) // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 153. N 2. P. 265—285. (Jointly with M. S. Romanov, P. K. Endress, A. V. F. Ch. Bobrov and A. Palmarola Bejerano).

2008. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: URSS. 317 с. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Сравнительная карпология рода *Camellia* L. (*Theaceae*) // XII съезд РБО. Материалы. Петрозаводск. Т. 1. С. 56—59. (Совместно с М. С. Романовым и А. В. Бобровым).

Структура плодов пальм. IV. *Rhapis* L. fil. (*Arecaceae—Coryphoideae*) // Там же. С. 10—13. (Совместно с А. В. Бобровым и М. С. Романовым).

Строение плода *Lozanella enantiophylla* (D. Sm.) Killip & Morton (*Urticales*) в связи с таксономическим положением рода // Там же. С. 50—53. (Совместно с Т. И. Кравцовой).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 008.01 : 58

© Т. К. Юрковская

Рецензия. ТРУДЫ КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК. ВЫП. 12. ПЕТРОЗАВОДСК, 2008. СЕРИЯ: БИОГЕОГРАФИЯ. 164 с.

T. K. YURKOVSKAYA. (*A REVIEW*). TRUDY KARELSKOGO NAUCHNOGO CENTRA ROSSIISKOI AKADEMII NAUK. VOL. 12. PETROZAVODSK, 2008. SER. BIOGEOGRAFIYA. 164 P.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurkovskaya@hotmail.ru
Поступила 08.04.2008

Вышел из печати 12-й выпуск Трудов Карельского научного центра РАН. Серия биогеография. Хотелось бы обратить внимание читателей Ботанического журнала на это издание. В нем опубликовано много интересных работ в области фитогеографии, географии и картографии растительности, флористики, изучения биоразнообразия и зоогеографии. Последние тоже интересны для нас, ботаников, своими методическими подходами.

Рецензируемый выпуск содержит статьи по вопросам флористики и гидробиологии, динамики растительного покрова и картографирования растительных ресурсов, ихтиологии и энтомологии, микологии. В целом они интересны уже тем, что представляют собой современный срез биологических исследований, осуществляемых учеными в северо-западном регионе России. Всего в данном выпуске помещено 16 статей, ботанических немного больше, но по объему (количеству страниц) зоологические составляют одну треть. Авторами их являются сотрудники ряда институтов (Ин-т биологии, Ин-т леса, Ин-т водных проблем Севера) КНЦ РАН, БИН РАН и музея-заповедника «Кижи».

Статья В. К. Антипина и П. Н. Токарева, посвященная рассмотрению методики составления картографических баз данных биологических ресурсов болот, небольшая, но очень актуальная для картографии и интересная по содержанию, рассматривает этот вопрос на примере картографирования ресурсов клюквы. Авторы работают в широко распространенной программе ГИС — MapInfo. Приведена картограмма биологических ресурсов клюквы в Карелии, составленная по разработанной методике в масштабе 1 : 3 500 000. К сожалению, она выполнена в «оттенках серого» и потому плохо читается. Из 6 градаций запасов можно различить только 3. Это, безусловно, существенный недостаток и авторов, и издателей.

Две очень интересные статьи посвящены динамике растительности. С. И. Грабовик и В. А. Ананьев анализируют структуру и формирование растительного покрова в ненарушенных ельниках и после сплошного ветровала. Статья интересна не только приведенными данными, но и тем, что в настоящее время это очень

современная тема в геоботанике и лесоведении, которая, в частности, дала повод обратиться к проблеме сукцессий с новых позиций. Статья С. Р. Знаменского, О. Л. Кузнецова и Е. Л. Талбонен на примере анализа изменений флористического состава и растительности лугов в районе оз. Хиисъярви (средняя тайга) рассмотрели не только динамику этих процессов, но затронули очень важную проблему охраны вторичных растительных сообществ, к которым принадлежит в Карелии растительность суходольных лугов. Аналогичные проблемы волнуют геоботаников, занимающихся охраной луговых степей в лесостепи или отличающихся высоким видовым разнообразием некоторых типов осиновых лесов в тайге. У меня, однако, как геоботаника, получившего классическое образование в Ленинградском государственном университете под руководством А. П. Шенникова, крупнейшего луговеда России, вызывает отторжение способ описания луговой растительности на площадках 1 м^2, применяемый С. Р. Знаменским. Таким путем можно выявить и оценить встречаемость видов в пределах фитоценоза, но для этого надо описать фитоценоз на площади, соответствующей площади выявления видового состава лугового сообщества (10 м^2).

3 статьи посвящены флористике. Это работы известного флориста А. В. Кравченко с его постоянными соавторами. А. В. Кравченко и О. Л. Кузнецов приводят полный аннотированный список видов национального парка «Паанаярви», составленный на основе анализа и обобщения материалов финских и российских ботаников, собранных на протяжении 160 лет, в том числе обширных сборов самих авторов. Список включает 623 вида, приводятся также большинство встречающихся в парке гибридов и подвидов. Для каждого вида авторы указывают тип местообитания, дают оценку встречаемости и для редких и охраняемых видов категории охраны в соответствии с последними рекомендациями МСОП. Кравченко и Кузнецов подчеркивают, что территория парка имеет важное значение для сохранения региональной биоты. Только здесь, в Карелии, встречается 21 «краснокнижный» вид, еще 24 вида известны в Карелии, кроме парка, в 1—3 местонахождениях. Материал, представленный авторами, имеет несомненную большую ценность, написан на мировом уровне подобных исследований.

Статья А. В. Кравченко и В. В. Тимофеевой посвящена анализу флоры сосудистых растений островов архипелага Жужмуи в Белом море. Авторы стремятся последовательно изучить флору островов, чтобы закрыть большое белое пятно (в литературе имеются сведения о флоре 100 из 3000 островов Белого моря). Краткие сведения о растительности, которые сообщают авторы, важны и для геоботаники, так как при составлении геоботанической карты Карелии обнаружилось отсутствие данных о растительности подавляющего числа островов.

В работе А. В. Кравченко, В. В. Тимофеевой и М. А. Фадеевой анализируется флора рудеральных ландшафтов Прибеломорской Карелии. Статья интересна методически, а также полученным материалом (список видов) и результатами анализа. Помимо традиционных для флористики сведений сделаны выводы о связи изученных флор с расположением относительно морского побережья и транспортных путей, проводится сравнение флоры деревень с флорой малых городов и т. д. Подобных работ мне еще не приходилось встречать, думаю, что авторы открывают одно из интересных направлений исследования в современной флористике.

Серия статей гидробиологов-альгологов по подходам к анализу материала примыкает к рассмотренным выше работам флористов, безусловно с учетом специфики самого объекта, методам его сбора, описания сообществ и т. п. В статье Ю. Л. Сластиной и С. Ф. Комулайнена рассматриваются структура и видовое разнообразие фитопланктона озерно-речной системы р. Лижмы. Авторы приводят

список видов фитопланктона изученных водоемов (в списке перечислены не только виды, но также подвиды и разновидности для некоторых из них). Очень хорошо составленное заключение статьи дает представление об основных результатах, полученных авторами, и своей полнотой и четкостью выгодно отличает эту работу от большинства статей данного выпуска, в которых заключение либо отсутствует, либо носит формальный характер. Наиболее интересным представляется вывод о своеобразии альгоценозов в экотонах река—озеро. Для фитопланктона, формирующегося в экотонах, отмечено не только высокое видовое разнообразие, но и более высокие значения биомассы и соответственно продукции. Позволю себе отступление от темы. Р. Лижма для рецензента имеет особое значение, именно здесь я и М. С. Боч делали свои первые шаги в болотоведении, изучая под руководством Е. А. Галкиной в 1952 г. болота для написания дипломной работы. Поэтому мне вдвойне приятно, что фитопланктону Лижмы посвящено столь интересное исследование.

В статье Т. А. Чекрыжевой проанализированы результаты многолетних наблюдений над изменением структуры летнего фитопланктона в процессе евтрофирования, вызванного антропогенным влиянием, главным образом загрязнением сбросами ЦБК. Выделено несколько стадий сукцессий в процессе антропогенного евтрофирования Кондопожской губы Онежского озера, каждая из которых характеризовалась определенным набором массовых видов и уровнем их развития.

Гидробиологические исследования в Карелии имеют большую историю. Можно сказать, что в Петрозаводске сложилась своя школа гидробиологов, основателем которой был С. В. Герд, изучающая водных беспозвоночных. А вот гидробиологи-альгологи подключились к этим исследованиям сравнительно недавно, и тем приятнее отметить, что благодаря работам С. Ф. Комулайнена и другим эти исследования заняли достойное место в решении гидробиологических и ботанических проблем.

Статья С. Ф. Комулайнена, А. Н. Кругловой и Н. А. Барышевой в этом выпуске представляет результаты такого совместного исследования ботаниками и зоологами гидробиологии рек Терского берега Белого моря. Она содержит результаты исследований сообществ фитоперифитона, зоопланктона, зообентоса и дрифта донных беспозвоночных в этих реках. Приведены списки видов водорослей для перифитона, видов зоопланктона и зообентоса. Сведены в таблице данные по численности, биомассе и другим количественным показателям гидробионтов в указанных группах, проведен сравнительный анализ исследованных рек по разным показателям и т. д. Интересен раздел, посвященный методике исследования альгофлоры и сравнительного анализа ее. В заключении отмечены наиболее общие установленные закономерности. Материал статьи очень насыщенный и интересный.

К серии ботанической примыкает статья микологов. Известно, что теперь грибы составляют по своему систематическому положению особую группу организмов, но по традиции рассматриваются в ряду ботанических исследований. Статья написана микологами Института леса КНЦ совместно с коллегами БИН РАН. Авторы ее широко известны своими публикациями и исследованиями: В. И. Крутов, В. М. Коткова, М. А. Бондарцева и А. В. Руоколайнен. В рассматриваемой статье они подводят итог многолетних исследований афиллофороидных грибов в лесных экосистемах Карелии. Роль этих древоразрушающих грибов в лесах чрезвычайно высока, а их таксономическое разнообразие во много раз превышает разнообразие других таксономических групп. Для подтверждения этого факта авторы приводят диаграмму соотношения грибов из разных таксономических групп для заповедника Кивач. Материал систематизирован по биогеографическим провинциям, в рабо-

те помещена картосхема этих провинций, на которую нанесены места (обозначены точками) проведения микологических исследований. Проведен анализ таксономического разнообразия грибов в пределах провинций, он отражен и в виде трех таблиц: 1 — представленность афилллофороидных грибов, в которой дан общий список семейств, а для провинций указано число видов в семействе; 2 — встречаемость редких и индикаторных видов в пределах провинций (в цифрах) и 3 — списки видов грибов, встречающихся только в одной провинции, и их число. Последняя таблица, несомненно, очень интересна и важна, тогда как вторая мало информативна. Добавлю также, что биогеографическое районирование, использованное авторами, как и ботаниками, изучающими флору сосудистых растений, на мой взгляд, безнадежно устарело и нуждается в существенной переработке на основе современного фитогеографического анализа. В данном случае оно лишь помогло авторам упорядочить материал по степени изученности разных регионов Республики Карелия.

Остальные 5 работ этого выпуска посвящены изучению фауны водных животных, позвоночных и беспозвоночных. Я все их прочла с интересом, особенно о насекомых, вредящих деревянным постройкам заповедника «Кижи». Также под заголовком «Фауна водных объектов заповедника Кивач» я ожидала найти сведения о микрофауне болот, которые в заповеднике являются преобладающим водным объектом, но оказалось, что под таким названием скрывается анализ зоопланктона и бентоса двух озер. Однако я не буду анализировать зоологические статьи, ибо пишу рецензию для ботаников, а главное мои познания в зоологии ограничиваются общими сведениями, полученными на 1—3-м курсах биофака.

В заключение мне хочется остановиться на общей оценке серии Биогеография Трудов КНЦ РАН и рассмотреть те недостатки, на которые я обратила внимание в данном и предшествующих ему выпусках, каждый из которых я с большим интересом и пользой для себя читала.

Прежде всего хочется отметить, что предпринимаемое Карельским научным центром издание — это крупное событие в мировой биогеографической периодике. Публикуемые в нем работы представляют срез современных региональных биологических исследований, а также содержат интересные теоретические результаты и новые методические подходы. В этом издании наряду с местными авторами публикуют свои статьи представители центральных учреждений РАН из Санкт-Петербурга и Москвы (БИН, ЗИН, ИЭМЭЖ, Институт озероведения и др.), иностранные ученые северной Европы (Финляндия, Норвегия и пр.). Последнее говорит о том, что издание уже имеет авторитет в широких научных кругах. На мой взгляд, такое издание должно бы получить статус рецензируемого или, по меньшей мере, статус издания, рекомендованного ВАК для публикации материалов, необходимых для защиты кандидатских и докторских диссертаций. Моя высокая оценка этого издания несомненна.

Но сейчас, несмотря на вышесказанное, я перейду к критике и анализу недостатков, устранить которые не стоит большого труда и в будущем это сделать необходимо. Беру на себя смелость утверждать, что издание выходит, не имея редактора, ни научного, ни литературного. Редакционный совет, по-видимому, принимал участие в отборе статей и компановке выпуска, но не в редактировании. Иначе как объяснить такие факты, которые я нашла в рассмотренных работах. Например, альгофлора отнесена к гидрофауне (с. 43). На с. 11 написано, что *Oxalis acetosella* и *Linnea borealis* вместе с *Pleurozium schreberi* образуют заросли (!!!) на валежинах. Сейчас в любом учебнике геоботаники можно прочесть, как назвать подобные микрогруппировки (например, в учебнике: Ипатов, Кирикова, Фитоценология). Непонятно, почему в английском резюме р. Лижма превратилась в р. Тено (с. 146).

Это что, ее второе название? Тогда об этом надо было бы упомянуть где-то и в русском тексте. Ошибок-опечаток избежать невозможно, особенно теперь, когда практически не стало корректоров. Кстати, у меня есть вопрос именно к этому изданию. Получают ли авторы для просмотра корректуру? В прошлом это, знаю по опыту, к сожалению, происходило не всегда. Но некоторые ошибки в латыни все же недопустимы. Например, диатомея *Aulacoseira* (с. 152) 2 строками ранее называется *Aulacosira*, и так несколько раз чередуются эти названия на протяжении этой статьи и следующей. Чтобы разобраться с истиной, мне пришлось обратиться к коллегам-альгологам БИНа и выяснить с помощью базы данных, помещенной в Интернете, что второго названия просто не существует. Но полагаю, что это должны были сделать авторы. Также в списке флоры сосудистых растений «Паанаярви» *Nuphar lutea* и *N. pumila* превратились в *Nymphea* (с. 49), *Artemisia absinthium* — в *Antennaria* (с 56). И разве можно понять, что хотели сказать в подобном выводе (с. 13) авторы: «в коренных ельниках по сравнению с ветровальными комплексами видовой состав травяно-кустарничкового и мохового ярусов значительно выше, но флористический состав практически не меняется». Отсутствие литературного редактора сказывается в наличии таких ошибок, как несогласование падежей и времени. Наличие редактора сразу же обнаружило бы, что в трех статьях Институт водных проблем Севера, а в четвертой этот же институт без региона. К числу недостатков я отношу также отсутствие во флористических статьях карт или картосхем изучаемого региона. Почему авторы считают, что читатель за чтение их статей должен садиться с картой или атласом, чтобы обнаружить локализацию региона. Положительным примером тут могут служить статьи гидробиологов. Образцово-показательна в этом отношении карта (с. 147), на которой помимо крупномасштабной картосхемы помещена мелкомасштабная карточка всего Кольско-Карельского региона, с указанием места расположения исследованного участка. Неплохо приводить в подобном случае и положение на карте Европы. Так принято сейчас делать в биогеографических работах во всем мире, даже в студенческих опусах. Несомненно также, что сотрудник, отвечающий за макетирование, должен владеть профессионально умением составлять оригинал-макет и фактически совмещать с умением набирать знания технического редактора. К сожалению, данный оригинал-макет был составлен небезупречно. Особенно неудачен набор статьи на с. 28—44. Вкривь и вкось составлено содержание, ФИО в нем напечатаны то через один, то через 2 переката, а в результате названия статей располагаются лесенкой, что придает изданию неряшливый вид. Не везде продуманы шрифты и размеры рисунков. Еще одно последнее замечание. Мне представляется более правильным располагать материал не в алфавитном порядке фамилий авторов, при котором вразнобой идут разные по тематике статьи, а сделать тематические рубрикации. Такие рубрикации могут быть не постоянными, а изменяться в зависимости от тематического содержания статей того или иного выпуска.

Сделанные мною замечания в целом отмечают небольшие легко устранимые недостатки. Для этого необходимо укрепить техническое редактирование и самое главное — назначить главного редактора серии и ответственного редактора выпуска. В таком случае по крайней мере 2 ответственных человека будут обязаны прочесть рукопись от начала и до конца. Возьму на себя смелость предложить, что главным редактором серии должен стать А. М. Крышень, ему это положено и по должности, а ответственный редактор выпуска будет сменным и назначаться главным из числа членов редсовета. Желаю дальнейших успехов этому изданию, а читателей «Ботанического журнала», еще не знакомых с ним, обратить на него внимание.

ХРОНИКА

УДК 0613(100:58)

© Л. Н. Волошко

СЕДЬМОЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ПО ЗОЛОТИСТЫМ ВОДОРОСЛЯМ (22—27 ИЮНЯ 2008 г., КОННЕКТИКУТ-КОЛЛЕДЖ, США)

L. N. VOLOSHKO. SEVENTH INTERNATIONAL CHRYSOPHYTE SYMPOSIUM (JUNE 22—27, 2008, CONNECTICUT COLLEGE, USA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: L.Voloshko@inbox.ru
Поступила 28.08.2008

Симпозиумы, посвященные золотистым водорослям, начали проводить с 1983 г. по инициативе выдающегося ученого д-ра R. Andersen (США). Предыдущие заседания проходили в 1983 г. в США; в 1987 г. — в Германии; в 1991 г. — в Канаде; в 1995 г. — в Дании; в 1999 г. — в США; в 2004 г. — в Финляндии. Материалы всех симпозиумов опубликованы в виде отдельных томов журнала «Nova Hedwigia».

В 2008 г. Международный симпозиум по золотистым водорослям состоялся на базе Коннектикут-колледжа в г. Нью-Лондоне (США). Основная цель симпозиума — оценить современное состояние, основные достижения и перспективы дальнейшего развития научных исследований по золотистым водорослям, а также обсудить новые идеи и инициативы в этой области альгологии. Оргкомитет симпозиума возглавил д-р **P. Siver** (США). В состав оргкомитета входили: **R. Andersen** (Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, USA), **J. Wee** (Loyola University, New Orlean, USA), **H. S. Yoon** (Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, USA), **C. Kamenik** (Institute of Plant Science, University of Bern, Switzerland) и **S. Watson** (National Water Research Institute, Burlington, Canada).

Со словами приветствия симпозиум открыл президент Коннектикут-колледжа **L. Higton**. Ежедневно заседания начинались с проблемных докладов. Первый доклад сделал **A. H. Knoll** (Harvard University, USA), осветивший основные этапы ранней эволюции эукариот. **M. I. Sogin** (Marine Biological Laboratory in Woods Hole, USA) в своем выступлении продемонстрировал, что использование методов молекулярной биологии, в частности параллельного секвенирования различных регионов SSU rRNA, позволило выстроить высокоточные профили структур микробных популяций в глубоководной части Мирового океана («rare biosphere»). Как оказалось, разнообразие микроорганизмов (*Actinobacteria*, *Bacteria*, *Cyanobacteria*, *Archaea* и др.) в сотни раз выше, чем это было установлено традиционными методами в условиях культивирования. Эта «rare biosphere» является очень древней и может представлять почти неисчерпаемый источник геномной инновации. Обитатели этой биосферы являются высоко дивергентными и на различных этапах истории земли могли оказывать глубокое влияние на формирование планетарных процес-



Участники Седьмого Международного симпозиума по золотистым водорослям.
Слева направо: G. Gronberg (Швеция), Л. Н. Волошко (Россия), R. Andersen (США), R. Porat (Израиль).

сов. **J. Rohlf** (Stony Brook University, USA) представил обзор современных геоморфометрических методов и примеров их применения в биологии.

Пленарные заседания и мини-симпозиумы проводились по трем направлениям: «Палеолимнология» (куратор **C. Kamenik**), «Эволюция гетероконтов» (куратор **R. Andersen**) и «Химическая экология: сигналы, вкусовые ощущения и запахи» (куратор **S. Watson**).

Пленарными заседаниями руководили **J. Kristiansen** (University of Kopenhagen, Denmark), **I. C. Bailey** (University of North Carolina, USA) и **J. Wee** (Loyola University, USA).

Направление «Палеолимнология». Были заслушаны интересные доклады о сообществах цист золотистых водорослей, использованных в качестве палеоиндикаторов при оценке климатических условий Европы в древние эпохи и при определении возраста осадочных пород в Северной Америке (**C. Kamenik**, Switzerland и **S. L. VanLandingham**, USA). Изучению разнообразия золотистых водорослей в эоцене был посвящен доклад **P. A. Siver**, **A. P. Wolfe**. Палеолимнологические исследования в северо-западной части Канады на глубине, соответствующей возрасту осадочных пород 42—48 млн. лет, позволили выявить кремниевые клеточные структуры (чешуйки и щетинки) 40 видов золотистых водорослей, принадлежащих пяти основным родам (*Mallomonas*, *Synura*, *Chrysosphaerella, Spiniferomonas* и *Paraphysomonas*), а также сотни различных морфотипов цист. Некоторые из них соответствуют существующим ныне видам, другие заметно отличаются от современных видов. Эти исследования предполагают, что для золотистых водорослей с чешуйчатым панцирем длительный временной интервал в течение неогена и четвертичного периода является эволюционным стазисом. Обсуждалась реконструкция условий среды в водоеме, существовавшем на месте геологического бурения.

С устным докладом по биоразнообразию золотистых водорослей в ледниковых озерах Полярного Урала на пленарном заседании этого симпозиума выступила **Л. Н. Волошко** (Россия). Высокое разнообразие золотистых водорослей в этом регионе можно объяснить физиологическими особенностями золотистых и специфическими условиями их существования в этом регионе. Сведения по таксономическому разнообразию золотистых водорослей были рекомендова-

ны для использования при рациональной эксплуатации территории Полярного Урала.

Три доклада, посвященных применению методов морфометрии клеточных структур при характеристике естественных и лабораторных популяций золотистых и других водорослей, были представлены группой исследователей из Чешской республики (**Y. Nemkova**, **J. Neustupa**, **M. Rezakova-Skaloudova** и др.).

Направление «Эволюция гетероконтов». Группа докладов была посвящена использованию молекулярно-биологических методов при изучении филогенетических связей гетероконтных водорослей.

Сообщение **R. A. Andersen** (USA) касалось вопросов построения филогенетических схем гетероконтных водорослей. В последние 30 лет в этой систематической группе было описано много новых классов. В 2007—2008 гг. были открыты еще два новых класса: *Synchromophyceae* и *Aurearenophyceae*. Молекулярно-филогенетический анализ, основанный на секвенировании 18S rRNA- и *rbcL*-генов, позволил осветить родственные связи внутри отдельных классов, но взаимосвязи между классами гетероконтных водорослей все еще остаются не решенными. Так, остается неясным положение среди гетероконтов классов *Eustigmatophyceae*, *Pingiophyceae* и *Rhaphidophyceae*, а также *Chrysomerophyceae* и *Phaeothamnyophyceae*. Была представлена уточненная филогенетическая схема гетероконтных водорослей, основанная на результатах мультигенного анализа 30 хлоропластных геномов и 7-генного анализа 300 таксонов, в том числе и *Chrysophyceae—Synurophyceae* видов.

Доклад **H. S. Yoon**, **G. Y. Cho**, **N. G. Clochkova**, **S. M. Boo** (USA, Korea and Russia) касался молекулярной эволюции бурых водорослей. На основании сочетанного пластидного и нуклеотидного анализа большого числа видов была реконструирована таксономическая система бурых водорослей. Новая классификационная система *Laminariales* была представлена на обсуждение.

Постэндосимбиотическая эволюция цианобактерии *Prochlorococcus/Synechococcus* внутри текатной амебы *Paulinella chromatophora* была представлена в сообщении **H. S. Yoon**, **R. A. Andersen**, **D. Bhattacharya**, **A. Reyes-Prieto**, **S. M. Boo**, **K. Ishida**, **T. Nakayama** (USA and Korea). Два культивируемых штамма *P. chromatophora,* значительно отличающиеся по своим ультраструктурным и молекулярно-биологическим характеристикам, представляют отличную модель для изучения эволюции генома эндосимбионта. Установлено, что при переходе к эндосимбиозу в первую очередь подвергается редукции геном эндосимбионта. Пластидный геном у описываемых видов терял 2/3 своего кодирующего потенциала, размер генома не превышал 1.02 Mb.

Доклад **J. C. Bailey** (Center for Marine Science, Wilmington, North Carolina, USA) был посвящен происхождению страменопил — окрашенных и бесцветных. До настоящего времени существовали две гипотезы: 1) гетеротрофные страменопилы имеют более раннее происхождение, чем гетероконтные водоросли. Вторичные пластиды появились у них относительно недавно и вне связи с пластидами других эукариот; 2) «хромоальвеолатная теория» предполагает, что альвеолаты, криптофиты, примнезиофиты и страменопилы имеют общего предка. Гетеротрофные страменопилы в этом случае являются вторично апластидными. Современные геномные исследования, в том числе открытие пластидных генов у водных грибов — оомицет, поддерживают «хромоальвеолатную теорию».

Два доклада больших коллективов представила **Rose Ann Cattolico** (USA). Первое сообщение (**R. A. Cattolico**, **J. Chang**, **G. Golber**, **H. Ong**, **E. Sims**, **G. Rocap**,

S. Wilhelm, **Y. Zhou**, **M. Jacobs**; University of Washington, Washington; Stony Brook University, New York; Lyon Colledge, Arkansas; University of Tennessee, Knoxville) касалось изучения последовательностей хлоропластного (полного или частичного) генома страменопил: *Bolidophyceae*, *Chrysomerophyceae, Eustigmatophyceae, Pelagophyceae, Pinguiophyceae, Raphidophyceae, Synurophyceae* и *Xanthophyceae*. Секвенирование такого большого ряда хлоропластных генов страменопил дает возможность оценить эволюцию хромосомной архитектуры, потенциальные регуляторные элементы и функциональные изменения в специфических генных продуктах.

Второе сообщение (**M. Jacobs**, **K. D. Karol**, **E. Sims**, **W. Gillett**, **H. Hayden**, **E. Haugen**, **K. A. Phelps**, **R. A. Cattolico**; University of Washington; New York Botanical Gardens) было посвящено сравнению полных хлоропластных и митохондриальных геномов двух изолятов *Heterosigma akashiwo* из Атлантического и Тихого океанов. Морфология штаммов и сиквенсы Rubisco и rRNA показали их почти полную идентичность. Однако сиквенсы их хлоропластных и митохондриальных геномов значительно уточнили эти сведения. Хлоропластные геномы штаммов оказались сходными, но не идентичными по архитектуре; кроме того, различны размеры геномов. При сравнении последовательностей генов двух митохондриальных ДНК отмечены многочисленные изменения на нуклеотидном уровне.

Направление «Химическая экология: сигналы, вкусовые ощущения и запахи»

С двумя сообщениями выступила **S. Watson** (National Water Research Institute, Ontario, Canada). В первом автор отметила недостаточно изученную роль золотистых водорослей в ухудшении качества воды, ее вкуса и запаха. Watson представила обзор химических веществ — липидов, богатых полиненасыщенными жирными кислотами (PUFA). Была отмечена роль PUFA как химических сигналов, токсинов и ингибиторов выедания. Традиционная концепция роли органических молекул в энергетике пищевых цепей и сигнальной системе обсуждалась и подверглась критике.

Во втором сообщении **S. Watson** и **E. McCauley** представили результаты исследований роли света и бактерий как альтернативного источника питания; в краткосрочных (свет/темнота) и долгосрочных (при низком, среднем и высоком освещении) экспериментах с двумя видами золотистых водорослей — *Dinobryon cylindricum* и *Uroglena americana*. Предполагалось выяснить причину массового развития миксотрофных видов при минимальном освещении подо льдом и в глубоководных слоях. Сравнивался рост двух видов и процесс потребления ими бактерий. Результаты показали, что зависимость водорослей от источников питания была заметна только при длительных условиях культивирования. При этом *Dinobryon* оказался более зависим от фототрофии и неорганических веществ, чем *Uroglena*.

Доклад **D. S. Domozych**, **S. Kiemle**, **M. Ricco**, **M. R. Gretz** (USA) был посвящен инвазии диатомеи *Didymosphaenia geminata* в водоемы Новой Зеландии и Северной Америки. На протяжении нескольких километров этот вид, обычный для олиготрофных водоемов Северного полушария, образует слизистые маты толщиной 30 см. Внутри этого мата формируется биоценоз из клеток других диатомей, зеленых водорослей и прокариотов. Обсуждались химический состав этой биопленки и механизмы прикрепления к субстрату с помощью секретируемых полимеров.

T. Wichard (Princeton University, USA) представил научную информацию об экологических функциях полиненасыщенных альдегидов диатомовых водорослей (PUA). Был представлен механизм их ингибирующего эффекта на потребителей диатомей, связанный с быстрой трансформацией полиненасыщенных жирных кислот и приводящий к проявлению токсичных свойств диатомовых водорослей.

Доклад **K. N. Pelletreau**, **K. J. Coyne**, **T. M. Arnold**, **N. M. Targett** (University Delaware; Dickenson Colledge, Pennsylvania, USA) касался молекулярных доказательств существования у бурых водорослей (*Fucus* spp.) в литоральной зоне так называемого «cross-talk» и синтеза защитных веществ. Эти исследования подчеркнули важность methyl jasmonate, как индуктора синтеза phlorotanin, защитного вещества бурых водорослей. Предполагается, что сигнальная система бурых водорослей аналогична таковой у высших растений.

Два сообщения касались результатов изучения последствий массового развития водорослей. Одно из сообщений (**G. A. Burlingame**, Philadelphia Water Department, USA) посвящено подледному цветению запасного водоема с питьевой водой (р. Делавар, Филадельфия, США).

Массовое развитие золотистых водорослей — *Dinobryon sertularia* и *Uroglena* (до 9 тыс. кл. $мл^{-1}$) было отмечено в запасных водоемах с питьевой водой в Израиле (**R. Porat**, **B. Azolay**, **G. Zeira**; Mekorot National Water Co, Israel). Использование хлорина и сульфата меди (0.1 $мг \cdot л^{-1}$) приводило к эффективному и безопасному для людей сокращению биомассы водорослей (на 94 %). С 2005 г. для предотвращения массового развития хризофитовых успешно применяется прямое хлорирование водоема с плавающей платформы.

Стендовые сообщения были посвящены исследованию сообществ цист в осадочных породах Швейцарии (**C. Kamenik**) и Сибири (**А. Д. Фирсова**), а также составу золотистых и диатомовых водорослей в осадочных породах северо-западной части Канады (42—48 млн лет) (**A. Wolfe**, **P. Siver**). Инвентаризация золотистых водорослей с чешуйчатым панцирем была проведена в ряде водоемов штатов Мейн, Мэриленд и Нью-Джерси в США (**A. Lott**, **P. Siver**), в низовьях р. Маккензи на севере Канады (**H. Kling**) и в Месопотамии, Аргентине (**M. S. Vigna** и др.). Коллекция золотистых водорослей в Канадском музее природы была продемонстрирована в постерном сообщении **P. B. Hamilton**.

Подводя итоги работы симпозиума, следует отметить возросший методический уровень исследований с применением новейших разработок в области молекулярной биологии (мультигенный анализ) и с широким использованием методов электронной микроскопии. Впервые так широко обсуждалась проблема цветения воды и ее неприятные последствия. Заслушанные доклады, их активное обсуждение на заседаниях, при проведении круглых столов и на неформальных встречах, явились серьезным стимулирующим фактором в изучении такой все еще недостаточно изученной группы микроводорослей, как хризофиты.

Для участия в этом симпозиуме были привлечены ученые из ведущих университетов США и приглашены ученые из 10 стран (Аргентина, Великобритания, Дания, Израиль, Испания, Канада, Россия, Чехия, Швейцария и Швеция). Оргкомитетом во главе с Prof. P. A. Siver были созданы прекрасные условия для работы. В том числе были организованы две экскурсии: в Йельский университет и в музей первопоселенцев под открытым небом — «Mystic Seaport».

Тезисы докладов опубликованы в сборнике «Seventh International Chrysophyte Symposium. June 22—27, 2008». Connecticut Colledge, New London, USA. 31 p. Материалы симпозиума будут опубликованы в виде отдельного номера журнала «Nova Hedwigia».

УДК 581.4 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 4

© Ю. А. Бобров, Н. П. Савиных

НАУЧНЫЙ СЕМИНАР «СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ К ОПИСАНИЮ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЯ» (КИРОВ, 5—8 МАЯ 2008 г.)

Yu. A. BOBROV, N. P. SAVINYKH.

THE SCIENTIFIC WORKSHOP «MODERN APPROACHES TO DESCRIPTION OF PLANT STRUCTURE» (KIROV, 5—8 MAY 2008)

Вятский государственный гуманитарный университет, кафедра ботаники
610007 Киров, ул. Ленина, 198
Факс (8332) 35-66-46
E-mail: botany@vshu.kirov.ru
Поступила 23.06.2008

Становится хорошей традицией проведение всероссийских научных семинаров по биоморфологии на базе кафедры ботаники естественно-географического факультета Вятского государственного гуманитарного университета. Одним из таких событий явился научный семинар по теоретической морфологии растений «Современные подходы к описанию структуры растения», проведенный с 5 по 8 мая 2008 г. при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 08-04-06028).

Семинар собрал специалистов-биоморфологов и представителей смежных специальностей из 8 академических учреждений и 7 высших учебных заведений.

Основной целью семинара было подведение итогов исследований, проведенных к настоящему моменту, и обсуждение терминологии, используемой при описании структуры растений. Программа семинара включала в себя обзорные лекции ведущих специалистов-биоморфологов, а также «круглые столы» по разным разделам биоморфологии; была проведена и постерная сессия.

Во время работы семинара были заслушаны обзорные лекции **Л. Е. Гатцук** (Московский педагогический государственный университет, г. Москва) «Растительный организм: опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц»; **М. Т. Мазуренко** (Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток) «К характеристике модулей древесных растений»; **Л. А. Жуковой** (Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола) «Поливариантность у растений»; **К. С. Байкова** (Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск) «Модулярность в теломной теории В. Циммермана»; **Н. П. Савиных** (Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров) «Применение концепции „модуль" к описанию структуры растений»; **Е. В. Байковой** (Центрально-сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск) «Использование концепции „архитектурная модель" при описании структуры растений»; **Е. И. Курченко** (Московский педагогический государственный университет, г. Москва) «Габитус (жизненные формы) злаков с позиций современных подходов и вопросов систематики»; **Н. И. Шориной** (Московский педагогический государственный университет, г. Москва) «Фитоценотические единицы с позиций модульной организации растений»; **Ю. А. Боброва** (Вятский государственный гуманитарный университет, г. Киров) «Особенности биоморфологии растений с уклоняющимся типом питания»; **А. Г. Лапирова** (Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок) «О гидрофильной линии эволюции жизненных форм».

Темой первого «круглого стола» стали «Проблемы морфологии наземных растений». Здесь были обсуждены основные подходы к описанию структуры

древесных и травянистых растений. Наиболее активное участие в обсуждении приняли **Ю. В. Зайцева** и **И. С. Антонова** — С.-Петербургский государственный университет, г. С.-Петербург; **И. А. Гетманец** — Челябинский государственный педагогический университет, г. Челябинск; **М. В. Костина** — Главный ботанический сад РАН, г. Москва; **Л. В. Прокопьева** — Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола. **А. В. Степанова** — Ботанический институт РАН, г. С.-Петербург; **И. В. Шивцова** — Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола; **Н. В. Илюшечкина** — Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола; **О. Е. Валуйских** — Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар; **Е. Н. Степанова** — Тверской государственный университет, г. Тверь; **А. Г. Быструшкин — Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург; А. П. Катомина** — Ботанический институт РАН, г. С.-Петербург.

Темой второго «круглого стола» стали «Проблемы морфологии водных и прибрежно-водных растений»; в его работе наиболее активное участие приняли бывшие и нынешние аспиранты кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета **О. Н. Вишницкая, Т. А. Мальцева, Е. В. Мазеина** и **Д. Ю. Петухова.**

Во время работы семинара была организована постерная сессия «Проблемы морфологии растений», где были подняты такие вопросы, как строение почек, плодов и семян, а также пыльцевых зерен.

По итогам семинара была принята резолюция.

1. Состоявшийся семинар способствовал выполнению целого ряда важнейших задач:

а) проанализирован огромный объем накопленных данных, проведен своеобразный «срез» всех биоморфологических исследований, начиная со времени возникновения данной науки и заканчивая настоящим моментом; б) рассмотрены возможности интеграции имеющихся научных воззрений отдельных ученых и научных школ; в) прослежены междисциплинарные связи с другими биологическими и небиологическими науками.

2. Участники семинара считают необходимым рекомендовать: а) продолжить морфологические исследования в России с поддержанием ныне существующих научных центров биоморфологии растений; б) создать базу данных по биоморфологии изученных видов с организацией всеобщего свободного доступа к ней (оптимальной формой такой базы является сайт, вывешенный в сети Интернет); в) продолжить оптимизацию применяемой специалистами-биоморфологами терминологии с обязательным ее донесением до широкой научной общественности (в случае создания базы данных по исследованиям, указанной в вышестоящем пункте, — в качестве одного из ее разделов); г) продолжить и активизировать биоморфологические исследования на современных методологических и терминологических основах, в том числе в таких специализированных областях знаний, как биоморфология водных и прибрежно-водных растений, растений с уклоняющимся типом питания и нецветковых растений.

3. Наиболее важные материалы семинара издать в виде коллективной монографии «Современные подходы к описанию структуры растений».

4. В дальнейшем подобные семинары проводить регулярно.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 4)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

PLANTAE FOSSILES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 4)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 4)

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» во II полугодии 2009 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась в I полугодии 2009 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2009» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях. Государственным университетам предоставляется специальная цена.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета.

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на II полугодие 2009 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20 или электронный адрес: uvg@naukaran.ru

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца. Заявки на II полугодие 2009 года принимаются до 01.06.2009 г.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"»
во II полугодии 2009 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (строго как в Учредительных документах) ____________________

____

Местонахождение: почтовый индекс __________ область (край, респ.) ____________________
город____________ ул.____________ дом ______ корп. ____________________
код+тел.____________ факс __________ e-mail ____________________
Полностью почтовый юридический адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) ____________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								800	
70112	Биологические мембраны	3								950	
27233	Биология внутренних вод	2								800	
71151	Биология моря	3								900	
71150	Биоорганическая химия	6								950	
70054	Биохимия	6								1050	
70056	Ботанический журнал	6								900	
70147	Вопросы ихтиологии	3								1050	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								1050	
70211	Генетика	6								1050	
70219	Геохимия	6								950	
70244	Доклады РАН	18								1200	
70284	Журнал аналитической химии	6								1050	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								1050	
70293	Журнал общей биологии	3								900	
70294	Журнал общей химии	6								900	
70292	Журнал неорганической химии	6								700	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								900	
70296	Журнал прикладной химии	6								900	
70299	Журнал физической химии	6								1050	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								1200	
70333	Зоологический журнал	6								950	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								1050	
70430	Кинетика и катализ	3								1050	
70438	Коллоидный журнал	3								1050	
71057	Координационная химия	6								950	
70495	Лесоведение	3								950	
70561	Микология и фитопатология	3								800	
70540	Микробиология	3								1050	
70562	Молекулярная биология	3								1050	
88744	Нейрохимия	2								1050	
70359	Неорганические материалы	6								1050	
70617	Нефтехимия	3								1050	
70669	Океанология	3								1050	
70676	Онтогенез	3								800	
70690	Палеонтологический журнал	3								1050	
70743	Паразитология	3								700	
70701	Почвоведение	6								950	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								1050	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								1050	
70777	Радиохимия	3								1000	
70786	Растительные ресурсы	2								1200	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								1000	
15590	Российский иммунологический журнал	2								300	
70810	Сенсорные системы	2								800	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								1050	
71003	Успехи современной биологии	3								800	
71007	Успехи физиологических наук	2								1050	
71025	Физиология растений	3								1050	
71152	Физиология человека	3								1050	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70335	Физикохимия поверхности и защита материалов	3								950	
71068	Химическая физика	6								950	
71051	Химия высоких энергий	3								950	
71052	Химия твердого топлива	3								1050	
71063	Цитология	6								1200	
71113	Электрохимия	6								1050	
71110	Энтомологическое обозрение	2								1200	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ______________________________

(*прописью*)

____

НДС в том числе. Оплату гарантируем на расчетный счет Издательства «Наука» РАН в течение 5 банковских дней после получения счета.

____

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «Маарт». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять по адресу: 117997 Москва, ГСП-7, Профсоюзная ул., 90, ком. 430; e-mail: bashkirova@maart.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90. Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"»
во II полугодии 2009 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (строго как в Учредительных документах) ________________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс_______________ область (край, респ.) ________________________
город_______________________ул.___________________дом ______корп. ___________________________
код+тел.___________________________ факс ______________ e-mail _______________________________
Полностью почтовый юридический адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) _____________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								900	
70010	Акустический журнал	3								1050	
70237	Алгебра и анализ	3								1100	
70030	Астрономический вестник	3								800	
70024	Астрономический журнал	3								900	
70053	Биофизика	3								900	
70134	Водные ресурсы	3								900	
70162	Вулканология и сейсмология	3								950	
70217	Геология рудных месторождений	3								1050	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								1050	
70215	Геоморфология	2								950	
70228	Геотектоника	3								1050	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								1050	
70253	Дефектоскопия	6								800	
70239	Дискретная математика	2								700	
70244	Доклады РАН	18								1200	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								700	
70298	Журнал технической физики	6								1000	
70303	Журнал экспериментальной и теоретической физики	6								1050	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								350	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								1200	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								1050	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								1050	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								1050	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								950	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								1050	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								1050	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								1050	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								1050	
70363	Известия Русского географического общества	3								700	
70420	Исследования Земли из космоса	3								1050	
70459	Космические исследования	3								950	
70447	Кристаллография	3								1050	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								950	
70560	Математические заметки	6								600	
70512	Математический сборник	6								700	
70502	Математическое моделирование	6								700	
70571	Микроэлектроника	3								800	
70670	Оптика и спектроскопия	6								1050	
70642	Петрология	3								950	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								800	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								1200 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								900	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								800	
70706	Прикладная математика и механика	3								1050	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на II полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								800	
70741	Проблемы передачи информации	2								800	
70776	Радиотехника и электроника	6								1050	
70797	Расплавы	3								800	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								950	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								700	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								950	
70967	Теплофизика высоких температур	3								1050	
71002	Успехи математических наук	3								800	
70361	Физика Земли	6								1050	
71034	Физика и техника полупроводников	6								1100	
71059	Физика и химия стекла	3								1200	
71033	Физика металлов и металловедение	6								950	
71058	Физика плазмы	6								1050	
71023	Физика твердого тела	6								1300	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								600	
71140	Ядерная физика	6								1050	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС в том числе. Оплату гарантируем на расчетный счет Издательства «Наука» РАН в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «Маарт». Издательство «Наука» не гарантирует исполнение подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять по адресу: 117997 Москва, ГСП-7, Профсоюзная ул., 90, ком. 430; e-mail: bashkirova@maart.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» во II полугодии 2009 г. с доставкой по почте через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» ______

Ф.И.О. (полностью) ______
Место работы и должность ______
Полный почтовый адрес ______
телефон ______ e-mail ______

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) ______

Индекс	Наименование журналов	На 2009 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 или электронный адрес: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в «Маарт» по адресу: e-mail: bashkirova@maart.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 4. 481—624.